



AGRICULTURAL RESEARCH INSTITUTE  
**PUSA**







# LE BOTANISTE

---

DIRECTEUR : M. P.-A. DANGEARD

DOCTEUR ÈS SCIENCES, LAURÉAT DE L'INSTITUT

PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA FACULTÉ DE POITIERS

---

CINQUIÈME SÉRIE

1896-1897

---

PRIX DE L'ABONNEMENT A LA SÉRIE DE SIX FASCICULES

16 francs pour la France. — 18 francs pour l'Etranger



A LA DIRECTION, 34, RUE DE LA CHAÎNE

POITIERS

ET CHEZ TOUS LES LIBRAIRES



# CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES ACRASIÉES

Par P.-A. DANGEARD

---

Les Myxomycètes sont encore réunis assez fréquemment aux Champignons : ce rapprochement est basé sur certaines ressemblances externes qui pouvaient paraître justifiées lorsqu'on connaissait moins l'ensemble du développement, alors surtout que la considération du mode de nutrition était complètement négligée.

Ainsi, on comparait volontiers la fructification des Myxomycètes endosporés à celle des Gastromycètes, celle des Acrasiées aux sporanges des Mucorinées ; la formation des spores chez les Myxomycètes exosporés aurait rappelé le type soit des *Hydnes* (*Ceratium hydnoïdes*), soit des Polypores (*Ceratium porioïdes*).

Zopf sépare nettement les Myxomycètes des champignons et il admet seulement des relations morphologiques étroites entre les représentants les plus inférieurs des deux groupes ; il préfère l'expression de « Mycétozoaires » due à de Bary à celle de « Myxomycètes », parce qu'elle exprime clairement les affinités de ces êtres qui sont intermédiaires par leurs caractères entre les plantes et les animaux ; il donne même une plus grande exten-

sion à ce groupe en y faisant rentrer les Monadinées (1).

Il est préférable, pensons-nous, de conserver aux Myxomycètes leurs anciennes limites ; les Monadinées, comme nous avons eu l'occasion de le montrer ailleurs, sont de véritables animaux au même titre que les Rhizopodes et les Flagellés ; il n'en est pas tout à fait de même des Myxomycètes. Chez ces derniers, le mode de nutrition est loin d'être bien connu : il semble que leur nutrition rappelle à la fois d'une part celle qui appartient aux végétaux, c'est-à-dire la nutrition superficielle, et d'autre part, celle qui caractérise la nutrition animale.

Lister, qui a étudié l'ingestion de substances solides à l'intérieur des myxamibes (2), s'exprime de la manière suivante à ce sujet (3) : .

« Si des bactéries sont dans une culture de myxamibes sous le microscope, on les voit entourées par les pseudopodes et introduites dans le corps à l'intérieur d'une *vacuole digestive* ; plusieurs bactéries peuvent à leur tour être portées dans la même chambre, ou bien encore les nouvelles captures sont logées dans une ou plusieurs vacuoles supplémentaires. La formation des pseudopodes cesse généralement après cette ingestion... ; au bout d'une heure ou deux, les bactéries sont *assimilées* et les vacuoles digestives disparaissent. Des algues unicellulaires ou des substances inorganiques peuvent être également ingérées et elles sont abandonnées après quelque temps ; l'entrée et la sortie des ingesta ont lieu seulement à la partie postérieure du corps. De Bary a admis que les myxamibes tirent leur nourriture seulement de matières nutritives en solution, et il peut se faire en effet que la nutrition ait lieu

(1) Zopf : *Die Pilzthiere oder Schleimpilze* (Handbuch der Botanik de Schenk).

(2) Lister : *On the ingestion of food material by the swarm-cells of Mycetozoa* (Linn. soc. Journ. Bot. 1889, vol. XXV, p. 435).

(3) Lister : *A Monograph of the Mycetozoa*, p. 4, London, 1894.

pour une part de cette façon, mais si l'on considère le grand nombre d'espèces appartenant à différents genres qui ont été vues capturant activement des bactéries, on ne peut douter qu'il n'y ait dans ces phénomènes une contribution importante à leur nourriture. »

Ces caractères de la nutrition pourraient peut-être permettre d'expliquer les caractères mixtes que nous rencontrons chez les Myxomycètes ; il y aurait eu là un essai analogue à celui qui nous est offert par les Péridiniens dont les formes incolores absorbent des aliments solides et les digèrent à l'intérieur de leur protoplasma (1), alors que les espèces colorées ont perdu ce mode de nutrition et ont acquis des caractères végétaux : chez les Myxomycètes, l'essai aurait été moins complet ; nous ignorons même dans quelle mesure la nutrition végétale se trouve mêlée à la nutrition animale dans l'ensemble des espèces.

La découverte d'un nouveau genre appartenant à la famille des Acasiées nous montrera du moins avec évidence l'origine animale de ces êtres ; ce genre vient combler une lacune en permettant de relier directement les Acasiées avec les Rhizopodes amœbiformes ; ses caractères sont tels que l'on pourrait hésiter sur sa place dans l'un ou l'autre groupe ; à un certain moment, c'est une amibe de grande taille que rien ne permet de différencier des espèces comprises dans le genre *Amœba* (fig. 1) ; ce n'est que par l'ensemble de son développement et surtout par les ressemblances qu'elle présente avec les *Copromyxa* que l'on est autorisé à la ranger parmi les Acasiées.

Cet organisme a été rencontré sur de vieilles cultures de crottin de cheval : ces cultures avaient passé par de nombreuses alternatives de sécheresse et d'humidité ;

(1) P.-A. Dangeard : *La nutrition animale des Péridiniens*. (Le Botaniste, 3<sup>e</sup> série, 1<sup>er</sup> fascicule.)

elles avaient été en effet laissées à l'air libre et de temps en temps seulement on les arrosait plus ou moins abondamment. C'est dans ces conditions que se formèrent sur

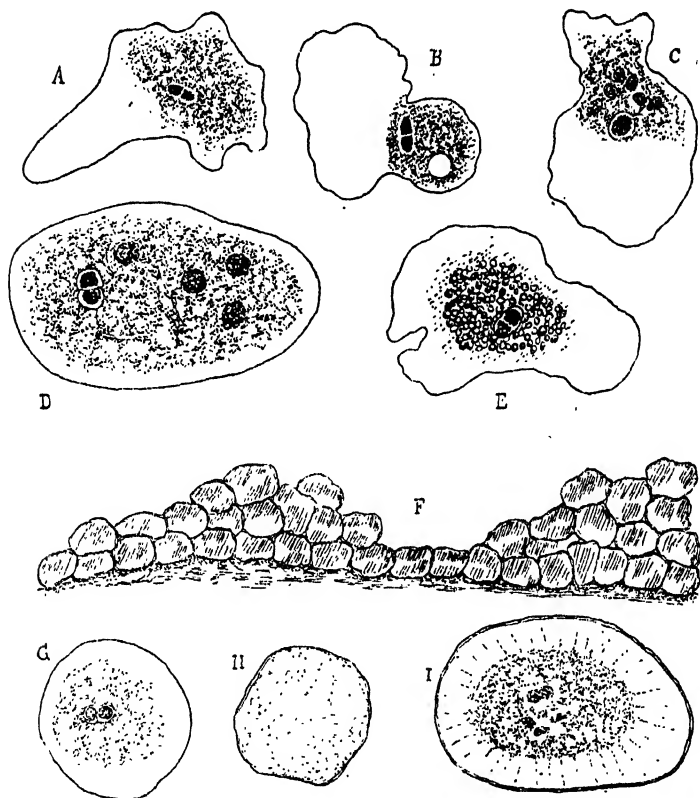


FIG. 1. — *Sappinia pedata*. Les myxamibes et la formation des spores.

plusieurs d'entre elles des taches blanches laiteuses visibles à l'œil nu.

Ces taches, examinées au microscope, se montrèrent formées par la réunion d'un grand nombre d'individus placés les uns sur les autres ; il ne peut être question d'y voir des plasmodes ordinaires, car il n'existe aucune fusion des divers protoplasmes ; on est conduit à com-

parer ces masses laiteuses au plasmode agrégé des Acrasiées qui vivent dans le même milieu. Les différences sont cependant suffisantes pour empêcher une assimilation complète ; chez les Acrasiées actuellement connues, les myxamibes conservent bien leur individualité dans le plasmode agrégé ; mais ces plasmodes constituent néanmoins un ensemble dans lequel chacune des parties constituantes va concourir à un même but : la formation de l'appareil sporifère ; ici nous verrons que l'appareil sporifère ne montre aucune différenciation.

Lorsqu'on vient à placer ces masses dans l'eau, les amibes deviennent libres ; elles se déplacent lentement en changeant de forme (fig. 1, A, B, C) ; on voit d'un côté se former un large lobe incolore dans lequel passe ensuite le protoplasma ; ce dernier est souvent finement granuleux, presque homogène : mais, dans certains individus, on trouve, disséminés dans le protoplasma, des globules ou des granules qui sont en rapport avec la nutrition ; leur grosseur et leur nombre sont variables (fig. 1, D) ; on peut également, comme nous le verrons plus loin, y rencontrer des bactéries isolées ou réunies en colonies compactes (fig. 1, E).

Ces myxamibes rappellent beaucoup ceux qui appartiennent au *Copromyxa protea* (1) ; comme ces dernières ils ressemblent à l'*amœba limax* ; ils possèdent une vacuole contractile, quelquefois deux.

Quelques individus atteignent une taille trois ou quatre fois supérieure à la grosseur moyenne : ils peuvent cependant ne renfermer qu'un seul noyau.

Il y a fréquemment pénétration de bactéries à l'intérieur du corps, comme chez les autres myxomycètes ; mais nous verrons qu'au moins dans certains cas, ces

(1) Fayod : *Beitrag zur Kenntnis niederer Myxomyceten* (Bot. Zeit., 1883, n° 11).



bactéries ne servent point à la nutrition; elles se développent en parasites et arrivent à produire la mort des myxamibes.

La multiplication des myxamibes se fait par division (fig. 3, D); mais nous n'avons pu suivre les détails du phénomène.

Laissés à eux-mêmes, les myxamibes réunis en plasmode aggrégé passent à l'état de repos et se transforment en spores; déjà, dans le *Copromyxa protea*, toutes les myxamibes deviennent des spores; il n'existe aucune distinction en pédicelle et sporange; mais l'appareil sporifère prend une forme déterminée; ici, les spores forment des amas irréguliers, de grosseur très variable, disséminés, sans caractère défini, à la surface du milieu de culture; en un mot, il n'y a plus de véritable appareil sporifère. Nous touchons presque aux véritables amibes; chez ces dernières, le stade de repos se produit isolément pour chaque individu; ici il y a tendance des myxamibes à se réunir en plasmodies agrégés, en amas, en trainées, et c'est alors qu'a lieu, à peu près en même temps, pour tous les éléments, le passage à l'état de repos.

A ce moment chaque cellule a une forme arrondie ou polyédrique (fig. 1, H); la membrane est légèrement ridée; le contenu est finement granuleux, et on aperçoit assez facilement un gros noyau nucléolé; toutes ces spores sont placées les unes à côté des autres; elles ne contractent entre elles aucune adhérence, et il suffit de porter dans l'eau une des masses sporifères, pour voir tous les éléments se séparer immédiatement.

Cette espèce présente dans le reste de son développement une particularité bien intéressante et que nous n'avons vue signalée chez aucun myxomycète.

Certaines amibes se placent perpendiculairement au support et s'étirent en formant un pédicelle souvent très long; elles prennent ainsi l'apparence d'une poire encore

fixée au rameau (fig. 2, A). Cet aspect rappelle tout à fait celui que prend le *Bursulla crystallina* Sorok. au moment de la formation du sporange (1); le reste du développement ne confirme point les rapprochements que l'on pour-

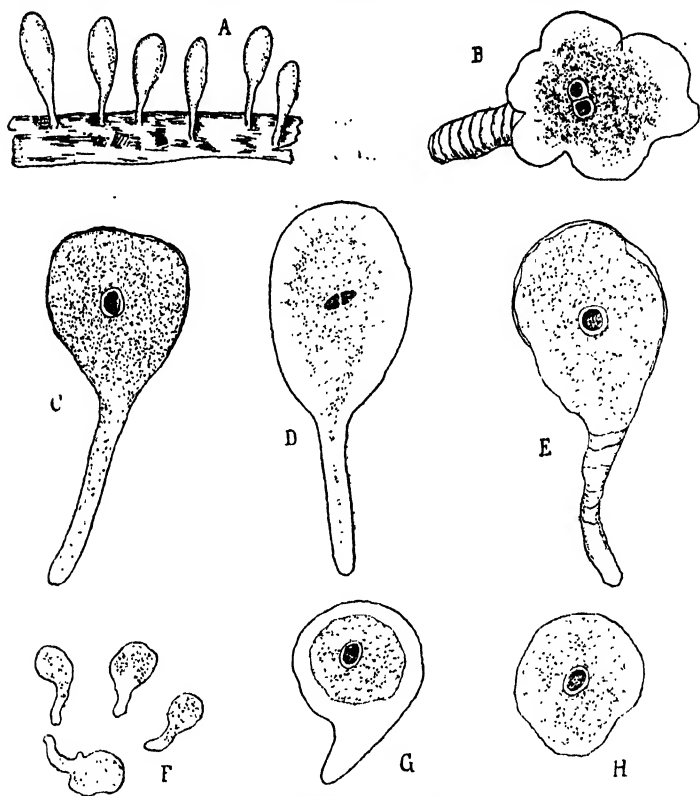


FIG. 2. — Les formations pédicellées

rait être tenté de faire. Dans le *Bursulla crystallina*, les formations pédicellées donnent naissance à huit myxamibes qui peuvent se réunir en plasmodes par deux ou davantage, tandis que, dans notre genre, elles ne paraissent avoir aucun rapport avec la fructification.

(1) Sorokin *Bursulla crystallina* (Ann. Sc. natur., Bot., 6<sup>e</sup> série, III, 1876).

La longueur des pédicelles peut atteindre deux fois la dimension du corps ; le plus souvent elle est à peu près égale à cette dernière ; le protoplasma se continue dans le pédicelle ; d'autres fois cependant, ce pédicelle semble réduit à la couche membraneuse ; lorsqu'il est fortement contracté, il prend l'apparence d'une vis de presseoir (fig. 2, B, C, D, E).

Transportées dans l'eau, ces formations reviennent plus ou moins rapidement à la forme d'une amibe ordinaire semblable à celles qui proviennent des masses laiteuses (fig. 2, F, G, H).

L'étude du noyau dans cette espèce est fort intéressante, et nous nous sommes assuré que, contrairement à la règle générale, il n'y avait pas avantage sensible à procéder à une fixation préalable ; on l'aperçoit déjà nettement sur le vivant sans l'aide d'aucun réactif. La méthode qui nous a fourni les meilleurs résultats est celle-ci : après avoir transporté les amibes dans l'eau de la préparation, on fait passer sous la lamelle une goutte d'hématoxyline de Böhmer et on arrive ainsi facilement à observer les divers aspects du noyau ; il va sans dire que nous avons contrôlé ensuite cet examen au moyen d'échantillons fixés et colorés par les méthodes ordinaires.

Le noyau est assez rarement à l'état de repos : il comprend alors une membrane nucléaire à double contour très nette et une masse chromatique arrondie séparée de la membrane par un petit espace incolore (fig. 3, A).

Le plus souvent, le noyau est en division : il a pris la forme ellipsoïdale : la masse chromatique s'est simplement séparée en deux moitiés entre lesquelles une cloison mince se forme (fig. 3, B, C, F) ; cette cloison se dédouble lorsque les deux nouveaux noyaux s'éloignent l'un de l'autre (fig. 3, D, L) ; quelquefois, mais cela n'a rien de général, chaque masse chromatique présente au centre une petite vacuole.

Cette structure et ce mode de division rappellent de près ce qui a été vu par Brass dans le *Pseudosporidium Brassianum* (1).

L'interprétation n'est pas sans soulever quelques difficultés.

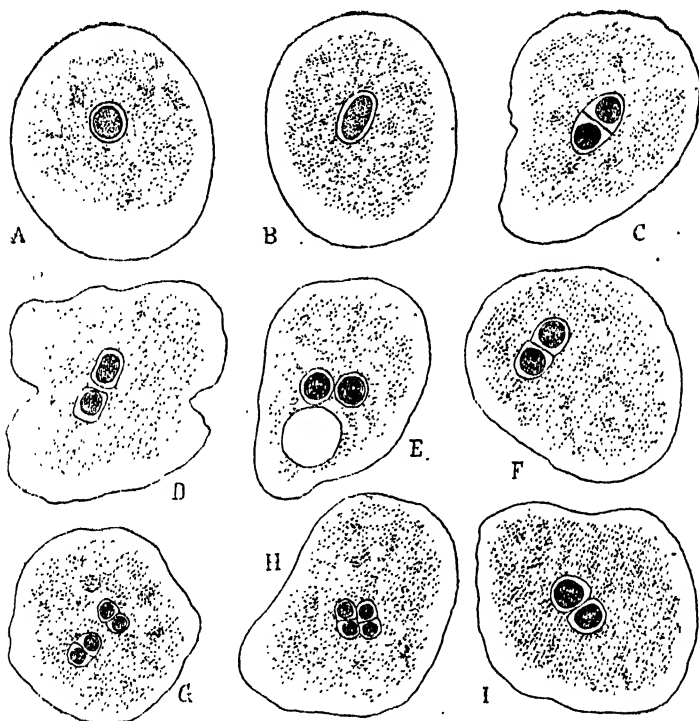


FIG. 8. — Structure et division du noyau.

On pourrait voir, dans la masse chromatique unique, l'analogue d'un nucléole qui serait séparé par du suc nucléaire de la membrane du noyau : l'absence de toute trace de chromatine dans la zone incolore et le peu d'épais-

(1) Consulter Zopf, *Die Pilzthiere oder Schlemmpilze* (Handbuch der Botanik de Schenk, T. 3, 2<sup>e</sup> partie, p. 48-49).

seur de cette dernière ne sont pas de nature à appuyer cette opinion.

Une autre beaucoup plus plausible consisterait à admettre que la masse chromatique correspond à un seul chromosome ; mais là encore, nous ne pouvons identifier complètement ce chromosome aux filaments chromatiques ordinaires.

Enfin, comme les noyaux sont le plus souvent en division, on pourrait être amené à croire que ces amibes possèdent normalement des doubles noyaux ; l'existence de noyaux ordinaires suffit à faire écarter cette idée.

Certaines amibes possèdent deux de ces noyaux doubles : ils peuvent être au contact, les axes étant parallèles (fig. 3, H) ; ou éloignés l'un de l'autre et placés d'une manière quelconque (fig. 3, G) ; il est probable que cette structure est en rapport avec la reproduction ; mais nous n'avons pu éclaircir ce point qui devra attirer particulièrement l'attention de ceux qui auront l'occasion d'étudier à nouveau cette espèce.

Dans l'expérience précédente, l'eau entre peu à peu en grande quantité dans le corps de l'amibe ; la membrane se distend considérablement et se colore ; le protoplasma reste incolore et il se contracte, laissant voir autour de lui des filaments rayonnants qui paraissent provenir d'une sorte de filtration (fig. 1, I, et fig. 2, D). Ces filaments sont analogues à ceux qui se produisent lorsqu'on fait agir l'acide acétique, par exemple, sur un *Cryptomonas* (1) ; seulement, chez ces derniers, ils se forment en dehors de la membrane.

Les kystes sont pédicellés : pour l'enkystement, une amibe se dresse perpendiculairement au support sur un pédicelle dont la longueur est variable ; le protoplasma

(1) P.-A. Dangeard : *Contribution à l'étude des organismes inférieurs*. (Le Botaniste, 2<sup>e</sup> série, p. 52.)

se condense et s'entoure d'une coque à deux membranes : l'exospore est colorée en brun et l'endospore reste incolore (fig. 4, G, H, I, J). Les réactifs ne pénètrent pas à l'intérieur de ces kystes et il nous a été impossible d'étu-

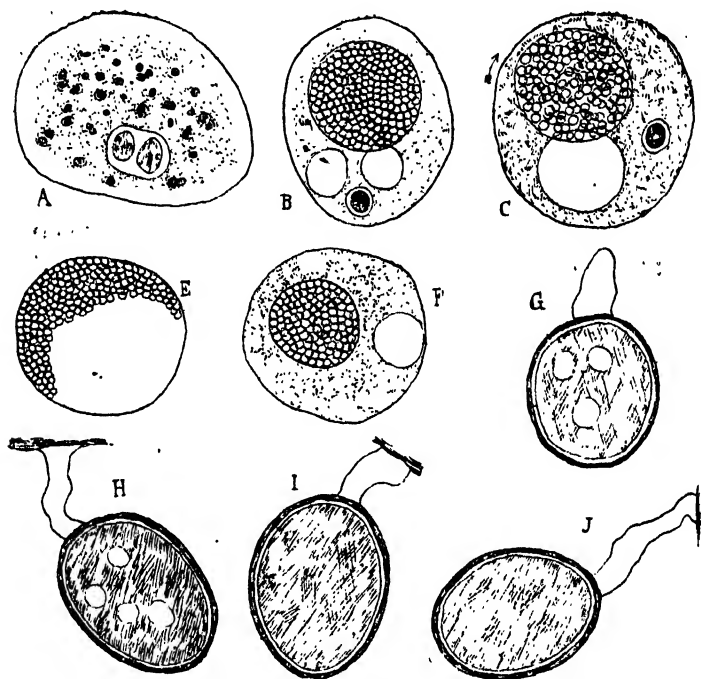


FIG. 4. — A, B, C, D, E, F. Germes endogènes; G, H, I, J. Acystes pédicellées de *Sappinia pedata*.

dier leur structure interne; quant au pédicelle, il n'existe à son intérieur aucune trace de protoplasma.

Dans le cours de cette étude, j'ai rencontré certaines amibes qui renfermaient des germes endogènes; ces germes endogènes, de forme sphérique, étaient composés d'une quantité considérable de petits corpuscules arrondis (fig. 4, B, C, F).

Je me suis assuré d'abord que ces germes étaient des

parasites du protoplasma, le noyau de l'ambie restant visible jusqu'à la fin sur le côté (fig. 4, B, C); il ne semble pas modifié dans sa structure d'une façon sensible.

Le plus souvent immobiles, ces petits corpuscules montrent quelquefois, à l'intérieur du germe endogène, des mouvements très violents en déterminant un courant principal et quelques courants secondaires : ils tourbillonnent ainsi pendant longtemps (fig. 4, C); on pourrait être conduit par là à considérer ces germes endogènes comme des sporanges, et les corpuscules mobiles comme des zoospores.

Nous avons été cependant conduit à une autre conclusion : en essayant de suivre le développement de ces germes, nous nous sommes aperçu que l'organisme était progressivement envahi par des bactéries (fig. 4, A); pour les apercevoir nettement, il suffit de les colorer par l'une des méthodes usitées en bactériologie, par le réactif d'Erlich par exemple; leur nombre augmente dans des proportions considérables et on les voit pressées les unes contre les autres; ces masses plus ou moins étendues ne sont point encore compactes, les éléments bactériens glissent les uns sur les autres pendant la progression du corps et suivent le courant protoplasmique (fig. 1, E); plus tard ces germes sont régulièrement sphériques, à contour net : la même amibe peut en renfermer plusieurs; ces germes sont mis en liberté, lorsque l'organisme qui les contient est épuisé et se désagrège (fig. 4, E). La bactérie qui produit ces formations parasitaires est un *micrococcus* : il ne paraît pas différer de l'espèce qui se développe abondamment en même temps que l'amibe sur le crottin de cheval.

Nous devons maintenant examiner quelle est la place de cet organisme amoëbien dans la classification.

Ses caractères le rapprochent à la fois des Myxomycètes et des Rhizopodes; il existe précisément chez les Myxo-

mycètes un groupe, celui des Acrasiées, qui établit le passage aux Rhizopodes.

Dans les Acrasiées, étudiées par Cienkowski, Fayod, Van Tieghem et Brefeld, il n'y a pas de stade zoospore comme dans les Myxomycètes proprement dits; la spore donne naissance à une amibe qui se divise un grand nombre de fois : les myxamibes se réunissent ensuite en différents points pour constituer autant de pseudoplasmodies ou plasmodies agrégés; dans ces plasmodies, chaque individu conserve son individualité; il n'y a aucune fusion des éléments en présence.

La fructification commence aussitôt; une certaine partie des amibes se superpose en file, de façon variable selon les genres, pour constituer le pédicelle de l'appareil sporifère; les autres se portent au sommet du pédicelle et s'y transforment directement en spores : ces spores sont simplement maintenues ensemble par une substance gélatineuse.

Dans le *Copromyxa protea*, le pédicelle manque et tous les myxamibes se transforment en spores; c'est évidemment cette espèce qui se rapproche le plus de celle que nous venons de décrire; cette dernière en diffère surtout par la présence de ces individus pédicellés de forme si caractéristique et aussi par le mode de formation des kystes; dans le *Copromyxa*, le protoplasma des kystes s'entoure d'une première membrane épaisse de couleur jaune brun; il peut se contracter et s'entourer d'une seconde membrane et même d'une troisième; dans notre espèce, les kystes sont pédicellés et le protoplasma entouré directement par l'endospore incolore et l'exospore lisse, de couleur jaune brun.

L'appareil sporifère est encore moins différencié que chez les *Copromyxa* où déjà cependant les caractères sont si primitifs; sans doute, doit-on voir dans notre espèce un genre établissant le passage aux Rhizopodes. Nous



proposons de le désigner sous le nom de *Sappinia* (1), l'espèce pourra porter le nom de *Sappinia pedata*.

Dans ces Acrasiées, surtout dans ces deux genres *Copromyxa* et *Sappinia*, le caractère animal est très prononcé : la nutrition s'y fait par ingestion d'aliments solides ; les myxamibes ressemblent aux formes de l'*amœba limax* : l'absence d'un pédicelle à l'appareil sporifère enlève à l'ensemble du développement tout ce qui pourrait être considéré comme un indice d'organisation de nature végétale ; les Acrasiées sont un rameau détaché des Rhizopodes au niveau des *Amœba* et genres voisins ; les représentants actuellement connus vivent tous presque sans exception sur des excréments animaux. Il y aurait lieu de rechercher, maintenant que nous connaissons mieux les caractères de la fécondation, dans les organismes inférieurs, si les kystes ne sont point en réalité des formations sexuelles.

En terminant cette étude, il est bon d'appeler l'attention à un point de vue général :

- 1° Sur la nature des germes endogènes ;
- 2° Sur le mode de division du noyau.

### Nature des germes endogènes.

La description donnée dans ce travail d'une nouvelle espèce de germes endogènes de nature microbienne appelle à nouveau l'attention sur ces formations.

Depuis le moment où nous avons créé le genre *Sphærita* pour les germes endogènes des Euglènes et des Rhizopodes, la question a pris un développement inattendu.

Dans un mémoire récent (2), l'organisation et la struc-

(1) Genre dédié à notre préparateur M. Sappin-Trouffy, auteur de travaux remarquables en mycologie.

(2) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les parasites du noyau et du protoplasma*. (Le Botaniste, 4<sup>e</sup> série, 6<sup>e</sup> fascicule.)

ture du *Sphærita endogena* des Euglènes ont été l'objet d'une attention spéciale; ce parasite est, à tous les moments de son existence, indépendant du noyau de l'hôte : c'est un parasite du protoplasma.

D'autre part, dans ce même mémoire, nous décrivions sous le nom de *Nucleophaga amœbae* des germes endogènes qui se développent exclusivement dans les noyaux ; ce sont des parasites nucléaires.

Enfin, nous venons de voir qu'il existe chez une Acrasiée, des germes endogènes dus au développement d'un *Micrococcus* ; leur aspect définitif est de nature à induire en erreur et à amener des confusions ; on pourrait les prendre pour des sporanges, et cela d'autant plus facilement que les *Micrococcus* qui les composent peuvent, à un certain moment, montrer des mouvements très actifs, ce qui les fait ressembler à des zoospores.

On pourra, dans tous les cas douteux, se faire une opinion en suivant le développement.

Les germes endogènes qui appartiennent aux Chytridiacées, débutent par une vésicule provenant de la zoospore : cette vésicule grossit et se transforme directement en sporange ; les germes endogènes de nature microbienne se forment par agglomération de bactéries qui se multiplient par division et s'assemblent en amas sphérique, pouvant englober des restes de protoplasma (fig. 40, C).

Il y aura lieu d'appliquer aux germes endogènes que nous avons signalés autrefois chez les *Nuclearia* et les *Heterophrys* (1), les nouvelles méthodes histologiques : ce sont bien, à coup sûr, des parasites extra-nucléaires ; mais peut-être arrivera-t-on à les différencier et à les séparer du *Sphærita endogena* des Euglènes et des Flagellés.

(1) P.-A. Dangeard, *Recherches sur les organismes inférieurs* (Ann. des sciences nat., 7<sup>e</sup> série, V, 1886).

En résumé, les germes endogènes actuellement connus peuvent être classés de la manière suivante :

- |                                |   |   |
|--------------------------------|---|---|
|                                | } | Formation<br>de<br>sporangies. — <i>Nucleophaga amoeba</i> . Para-<br>site du noyau des amibes.   |
|                                |   | Reproduction<br>par<br>division et<br>bourgeonnement. — <i>Holospira</i> . Parasite<br>du noyau et du nu-<br>cléole des Infusoires.<br>Trois espèces décrites:<br><i>H. undulata</i> , <i>H. obtu-<br/>sa</i> , <i>H. elegans</i> .                   |
| 1° Parasites nucléaires. . .   | } |   |
|                                |   |   |
|                                | } | Formation<br>de<br>Sporanges. — <i>Sphaerita endogena</i> . Para-<br>site du protoplasma des Eu-<br>glènes et de plusieurs genres<br>de Flagellés.<br>A étudier plus complète-<br>ment les germes des <i>Nuclearia</i><br>et des <i>Heterophrys</i> . |
| 2° Parasites extra-nucléaires. |   | Reproduction<br>par<br>division. — <i>Micrococcus</i> . Parasite du<br>protoplasma des <i>Sappinia</i><br>et probablement aussi de<br>certains Rhizopodes.  |

Tel est, il nous semble, l'état actuel de nos connaissances sur ce sujet (1). On remarquera que les germes endogènes, qu'il s'agisse de parasites nucléaires ou extra-nucléaires, appartiennent à deux groupes : les chytridiacées d'une part, les bactéries ou organismes voisins d'autre part ; le développement très différent dans ces deux groupes permettra toujours une détermination précise.

### Mode de division du Noyau.

Ce mode de division que nous venons de décrire est intéressant en ce qu'il ne rentre pas dans le schéma général de la division soit directe, soit indirecte.

Dans la division indirecte, il y a constitution d'un fuseau

(1) Il y a encore les leucocytozoaires de Danilevsky que nous ne connaissons pas suffisamment pour en parler ici.

achromatique, d'origine exclusivement nucléaire d'après les uns, d'origine cytoplasmique selon les autres ; on admet généralement que la membrane nucléaire disparaît ; les chromosomes, en nombre variable avec les espèces, se dédoublent longitudinalement ; une moitié se porte à l'un des pôles du fuseau en suivant les fils chromatiques ; l'autre moitié se rend au pôle opposé ; à chacun de ces pôles, se trouve un centrosome qui se dédouble lui aussi pendant la division : les nucléoles sont résorbés pendant la division et ils disparaissent : les nucléoles des noyaux-filles sont de nouvelle formation.

Ici, la membrane nucléaire persiste pendant la division : il n'existe pas trace de fuseau achromatique ; nous ignorons si le gros corpuscule central représente un chromosome unique ou s'il doit être interprété comme nucléole : ses caractères paraissent plutôt le rapprocher des chromosomes : l'espace qui le sépare de la membrane est très petit, et on n'y voit point de chromatine ; si donc ce gros corpuscule est l'analogue d'un chromosome, il subit une simple division transversale, après quoi, la membrane qui se forme entre ces deux chromosomes se dédouble et les deux noyaux-filles se séparent.

Dans la division directe, en général, il y a division du noyau par étirage, par formation d'un pédicule qui s'amincit et se rompt, comme la chose a lieu dans les cellules lymphatiques d'*Axolotl*, d'après les observations de Ranvier et d'Arnold, ou encore dans les cellules de la séreuse de l'embryon du Scorpion, d'après les recherches de Johnson ; ou bien le noyau présente en son milieu un étranglement qui amène la séparation des noyaux-filles ; c'est ainsi que se divisent, d'après Strasburger, les noyaux des vieux entrenœuds de *Tradescantia virginica*. Le rôle des nucléoles pendant la division directe ne paraît pas avoir été bien établi jusqu'ici : dans l'intestin des Crustacés, Frenzel a vu la substance chromatique se disposer

radiairement autour du nucléole ; celui-ci ne se divise pas, mais un nouveau nucléole apparaît avant la division du noyau. Les chromosomes en général ne sont pas individualisés pendant la division directe ; Borel et Fabre-Domergue ont bien signalé, dans les cellules des tumeurs, des noyaux qui paraissaient se diviser par simple étranglement et qui cependant renfermaient de la chromatine sous forme de filaments indépendants ; Henneguy, qui a examiné leurs préparations, pense qu'il s'agit de divisions indirectes plus ou moins altérées (1).

Dans notre espèce, il n'y a ni étranglement ni étirement du noyau en division ; il s'allonge simplement ; la masse chromatique se sépare en deux parties ; ces deux parties se trouvent ensuite isolées par une cloison médiane ; c'est par dédoublement de cette cloison médiane que chaque noyau-fille complète sa membrane nucléaire. Si le corpuscule central devait être considéré comme nucléole, il faudrait admettre que ces noyaux sont dépourvus de chromosomes ; si on le compare au contraire à un chromosome, nous arrivons à cette conclusion que, dans ces noyaux, les chromosomes conservent leur individualité, ne changent pas de caractère à l'état de repos, et se séparent transversalement pendant la division.

Quelle que soit l'hypothèse adoptée, nous nous trouvons en face d'un mode particulier de division ; il ne constitue pas un cas isolé certainement, et malgré quelques différences de description ou d'interprétation, nous pouvons le reconnaître dans les observations de Brass sur le *Pseudosporidium Brassianum* Zopf (2), de Gruber sur une amibe non déterminée (3).

(1) Nous nous sommes servi, dans ce qui précède et ce qui suit, du lumineux exposé relatif à ces questions, d'Henneguy (Leçons sur la cellule, Paris, 1896).

(2) Consulter Zopf. *Loc. cit.*, p. 19.

(3) Gruber, *Ueber Kerntheilungsvorgänge bei einigen Protozoen* (Zeitschr. für wissensch. Zoologie, Bd. 388. fig 13-20, Taf. xix).

• Il se rapproche beaucoup plus de la division directe que de la division indirecte. Existe-t-il un centrosome ? Nous n'avons pas réussi à en voir. Il eût été intéressant d'en rencontrer, car la membrane nucléaire restant à tous moments continue, l'origine de ces corps aurait été résolue.

On admet bien, comme probable, une action plus ou moins directe de la sphère attractive pendant l'amitose : ainsi Flemming, tout en constatant que la sphère attractive et son centrosome ne se dédoublent pas pendant la division directe du noyau, dans les leucocytes de Salamandre, admet cependant une influence de cette sphère, parce qu'elle est toujours placée vis-à-vis de la ligne de séparation des deux moitiés du noyau, et Meves a vu dans les spermatogonies de la salamandre une sphère attractive entourant le noyau au niveau de l'étranglement, se rétrécir et s'épaissir à mesure que le pédicule s'amincit.

On ne s'explique guère le rôle que pourrait jouer une sphère attractive chez le *Sappinia*, avec le mode de division qui y existe ; ce sont de nouvelles raisons qui viennent s'ajouter aux autres pour appeler l'attention sur ce mode de division.

La division du noyau a dû suivre, comme tous les organes, une évolution : on devrait pouvoir découvrir des traces de la division telle qu'elle s'effectuait primitivement ; peut-être même, puisque l'on retrouve bien actuellement des organismes primitifs, existe-t-elle avec ses anciens caractères. S'il en est ainsi, il serait naturel de penser que, dans les Amibes, dans les Acrasiées inférieures, nous nous trouvons en présence de ce mode de division. Pourquoi n'y aurait-il pas dans les organismes inférieurs, plantes et animaux, tous les chaînons qui permettent de relier ce mode de division primitif aux diverses modifications de la division directe et de la divisions indirecte ?

C'est peut-être par là que l'on pourra arriver à résoudre les nombreux points controversés qui se rencontrent à chaque pas dans l'étude du noyau ; et qui sait les surprises qu'une telle étude réserve ?

NOTA. — La plupart des grossissements sont compris entre 900 et 1000.

---

NOTE SUR UNE NOUVELLE ESPÈCE

# DE CHYTRIDINÉE

Par P.-A. DANGEARD

---

L'intérêt offert par cette espèce ne réside pas tant en ce qu'elle est nouvelle, que dans le fait que son association avec les filaments d'un *Pythium* pourrait faire croire à un organisme autonome ; bien que nous soyons familiarisé depuis longtemps déjà avec les diverses formes de Chytridinées, nous avons cru pendant quelque temps avoir affaire à une espèce voisine des *Monoblepharis*.

Elle a été recueillie à Poitiers même, dans un ruisseau qui s'écoule dans le Clain, tout près d'un lavoir très fréquenté : on sait que ce voisinage des lavoirs est très favorable au développement du *Leptomitum lacteus* : en récoltant la mousse blanche qui recouvrait abondamment les pierres du ruisseau, nous pensions avoir affaire à ce dernier. Il n'en était rien : les filaments ne présentaient aucun étranglement ; de plus, on n'y voyait aucun organe de fructification ; il était, dans ces conditions, impossible de les déterminer, et nous y renoncâmes provisoirement, les laissant en observation au laboratoire sous un mince filet d'eau.

Au bout de quelques jours, un certain nombre de fila-



ments portaient à leur extrémité un renflement sphérique qui paraissait leur appartenir en propre ; ces renflements n'étaient autre chose que des sporanges ; ils passent par les mêmes phases de développement que ceux des autres chytridinées et donnent naissance à une cinquantaine ou à une centaine de zoospores (fig. 1, A, B, C, D, E, F) ; avant la division du protoplasma en zoospores, on aperçoit déjà, à la surface du sporange, une papille incolore dont la position n'est pas fixe ; elle peut occuper l'extrémité terminale, exactement dans le prolongement de l'axe ; d'autres fois, elle est placée latéralement, ou bien encore elle se trouve tout près de l'insertion du sporange sur l'axe (fig. 1, G, H, J).

Les sporanges eux-mêmes n'occupent pas toujours l'extrémité des filaments ; ils sont parfois intercalaires (fig. 1, L, M, R), et cette dernière situation surtout est de nature à entretenir l'illusion d'un organisme autonome ; nous allons voir tout à l'heure l'explication, bien simple cependant, de cette position.

Les zoospores sortent du sporange par la papille (fig. 1, E, F) ; elles sont de forme ovale ou elliptique ; elles s'arrêtent de temps en temps, se retournent brusquement et filent en ligne droite, le flagellum trainé à l'arrière ; les zoospores qui restent dans le sporange s'agitent souvent longtemps d'un mouvement vif et saccadé avant de pouvoir sortir à leur tour.

Le protoplasma qui constitue les zoospores est hyalin, homogène : nous n'y avons point vu le gros globule réfringent que l'on rencontre dans beaucoup d'espèces de chytridinées, mais seulement quelquefois un ou deux petits globules brillants.

Ces zoospores, après un certain temps d'activité, se fixent sur les filaments (fig. 1, K) : si l'on en juge d'après l'ensemble de nos cultures, ce sont celles qui se fixent à l'extrémité des filaments qui ont le plus de chances de

pouvoir se développer normalement en nouveaux sporanges. Quelques-unes cependant, parmi celles qui se

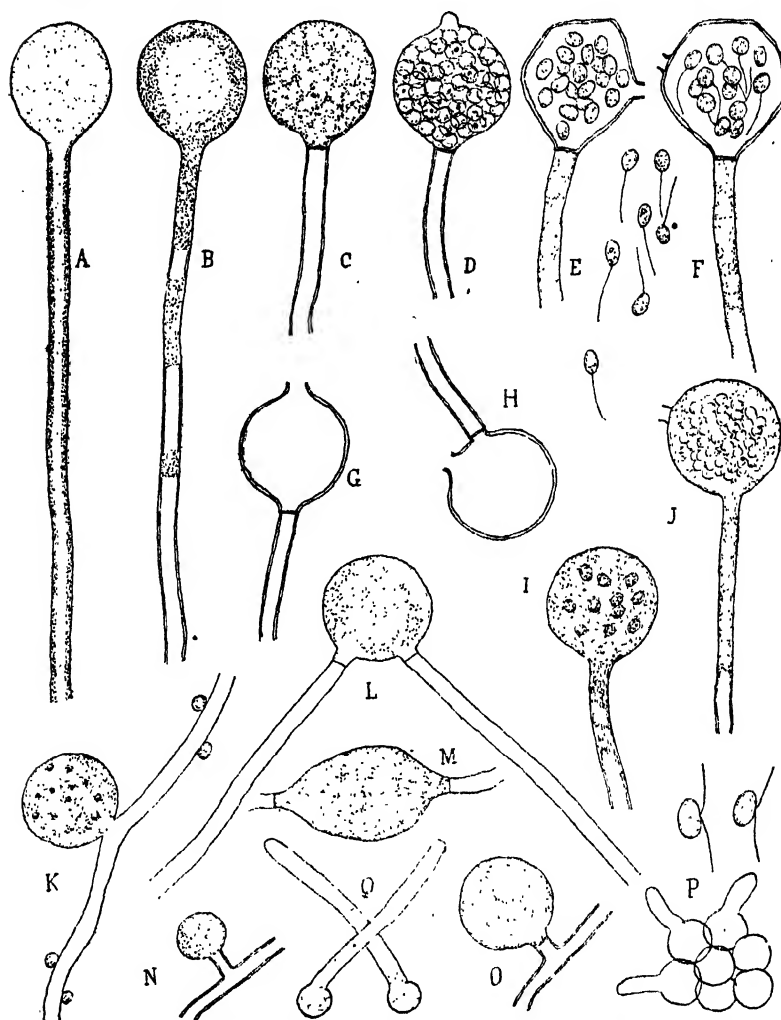


FIG. 1. — Divers états du développement du *Chytridium simulans*, sp. nov.  
Grossissement : 900

fixent le long des tubes mycéliens, réussissent à vivre :  
elles donnent naissance aux sporanges intercalaires,

beaucoup moins nombreux que les sporanges terminaux.

Les sporanges renferment plusieurs noyaux (fig. 1, 1) ; leur nombre augmente par la suite.

Ce n'est qu'en suivant ainsi le développement direct des zoospores en nouveaux sporanges que l'on peut arriver à distinguer le parasitisme chez cette espèce ; l'idée première est que ce sont les filaments qui fournissent les sporanges ; tout contribue à entretenir cette erreur : non seulement la membrane des sporanges paraît être la continuation de la membrane des tubes, mais, de plus, on voit le protoplasme de ces tubes mycéliens s'amasser peu à peu dans les sporanges qui grossissent : cela nous amène à parler du mode de nutrition chez ce parasite et à ouvrir une parenthèse.

Lorsque nous avons décrit le développement du *Chytridium subangulosum* A. Br., nous avons signalé l'existence, à la base du sporange, d'un filament nourricier non ramifié, souvent très long, qui occupe l'axe du filament de l'algue ; l'existence de ce filament nourricier est facile dans ce cas particulier à reconnaître, à cause de la couleur de l'algue différente de celle du champignon. C'est par erreur que Fisch, à propos de cette espèce, dit : « intramaticales Mycel nicht beobachtet » ; ajoutant en remarque : « Dangeard beschreibt für diese Form ein langes, unverzweigtes, sehr Kraftiges, intramaticales Mycel ; er beobachtete sie auf *Lyngbia aestuarii*. Eine sorgfältiger Vergleich seiner Abbildung auf Taf. XIII. Fig. 5 und einer seiner späteren Abbildungen (*Le Botaniste*, II. Taf. IV, 27) zeigt dass Dangeard seine spätere *Resticularia nodosa* für das intramaticale Mycel des *Ch. subangulosum* ansah. Die Frage nach dem Mycel dieser species ist deshalb noch ungelöst » (1).

En réalité, rien n'est mieux établi que l'existence d'un

(1) Fisch. *Phycomycetes* (Dr L. Rabenhorst's *Kryptogamen-Flora*, 2<sup>e</sup> édition, vol. I, 4<sup>e</sup> partie, p. 91-92).

filament radiculaire à la base du sporange : nous avons pu voir la zoospore germer, émettre un prolongement qui descend dans l'axe du *Lyngbia* ou de l'Oscillaire souvent sur une grande longueur ; on peut également voir avec la plus grande netteté le protoplasma de ce filament nourricier s'accumuler dans le sporange.

J'insiste à dessein sur ce point, non pas tant pour rectifier une erreur que pour établir une comparaison avec le parasite que nous étudions dans cette note ; il est très voisin du *Chytridium subangulosum* comme organisation et comme développement ; nous sommes autorisé à penser que la nutrition s'y fait de la même façon ; il est très difficile d'en donner la démonstration directe ; le protoplasma de l'hôte et celui du parasite se ressemblent trop pour qu'il soit facile de les différencier.

Nous avons été assez longtemps sans nous rendre compte de la véritable nature de l'hôte attaqué par ce parasite ; nous avons fini par le rapporter au genre *Pythium*, sans pouvoir d'ailleurs le déterminer spécifiquement ; les zoospores, comme dans ce genre, sont réniformes ; elles ont deux flagellums insérés latéralement et dirigés l'un en avant, l'autre en arrière : la germination rappelle tout à fait celle que nous avons eu maintes fois l'occasion d'observer dans plusieurs espèces de *Pythium* (fig. 4, P, 2).

On voit quelquefois au centre des filaments une sorte de canal axile incolore qui part de la base du sporange du parasite (fig. 1, A) ; il représente sans doute un prolongement radiciforme identique à celui du *Chytridium subangulosum* ; le plus souvent, le protoplasma remplit le tube tout entier, empêchant de faire une séparation nette entre le parasite et son hôte : on se trouve alors dans le cas du *Chytridium subangulosum* lorsqu'il vit sur des oscillaires à faible diamètre ; son prolongement radiciforme remplit toute la cavité du tube.

L'espèce que nous venons de décrire est nouvelle : elle doit prendre place à côté du *Chytridium subangulosum* A. Br. et nous proposons de la désigner sous le nom de *Chytridium simulans*, sp. nov.

---

# LA REPRODUCTION SEXUELLE

## DANS LE

# SPHÆROTHECA CASTAGNEI

Par P.-A. DANGEARD

---

Nous avons établi que chez les Ascomycètes chaque asque se produisait à la suite d'une fécondation préalable qui a lieu entre deux noyaux sexuels (1) : nous avons été guidé dans cette découverte par les analogies qui existent entre la *baside* et l'*asque*, que nous avons fait ressortir à diverses reprises.

La reproduction sexuelle des Ascomycètes se trouvait ainsi établie en conformité complète avec la reproduction sexuelle des autres champignons supérieurs.

La fusion des deux noyaux de l'asque a été reconnue par Harper dans *Peziza Stevensonia* Ell. et *Ascobolus furfuraceus* Pers (2); elle a été vue également par le même auteur dans le *Sphærotheca Castagnei* (3) ; nos observations

(1) P.-A. Dangeard : *La reproduction sexuelle des Ascomycètes* (Le Botaniste, 4<sup>e</sup> série, 1<sup>er</sup> et 2<sup>e</sup> fasc., 1894).

(2) Harper : *Beitrag zur Kerntheilung und sporenbildung im Ascus* (Berichte der deut. Botan. Gesellschaft, février 1896).

(3) Harper : *Die Entwicklung des Peritheciiums bei Sphaerotheca Castagnei* Lev. (Berichte der deut. Bot. Gesellsch., janvier 1896).

se trouvent donc pleinement confirmées ; mais, dans son travail sur le *Sphærotheca*, Harper engage à nouveau la question de la sexualité des Ascomycètes dans une direction que nous jugeons inacceptable.

En effet, outre la fusion des deux noyaux de l'asque, Harper en signale une autre qui la précéderait et qui s'effectuerait entre un noyau venant de l'antheridie et le noyau de l'oogone ; nous reviendrions ainsi aux anciennes idées de de Bary, et nous serions conduit, en généralisant, à admettre qu'une fusion semblable précède la formation du périthèce chez tous les Ascomycètes.

Si nous nous trouvions en face d'une observation précise et étendue à plusieurs espèces, il faudrait s'incliner et chercher la véritable interprétation des faits : en ce qui concerne nos recherches sur la sexualité des champignons, nous avons pour chaque groupe étudié un grand nombre d'espèces et de genres, et du commencement à la fin, des Ustilaginées aux Basidiomycètes, en passant par les Ascomycètes et Protobasidiomycètes, tout s'enchaîne, tout concorde, et cela si bien qu'un des premiers adversaires de notre théorie, et non l'un des moindres, vient de s'y rallier tout récemment, ainsi qu'en témoigne un travail qu'il a eu la grande obligeance de nous faire parvenir (1). Harper, à l'appui de l'existence de la première fusion qu'il admet, n'apporte rien de positif ; on pourrait même dire qu'il fournit lui-même les preuves que cette fusion n'existe pas. En effet, il constate que le noyau de l'œuf est le plus souvent beaucoup plus gros que les noyaux végétatifs, alors que le noyau de l'antheridie est au contraire plus petit (2) ; ce dernier noyau, d'après les

(1) Raciborski : *Ueber den Einfluss ausserer Bedingungen auf die Wachstumsweise des Basidiobolus ranarum*.

(2) « Der Eikern ist jetzt meistens grosser wie die gewöhnlichen vegetativen Kerne, während der antheridium Kern kleiner ist. » Harper. *Die Entwick.*, Loc. cit. p. 478.

figures 3, 4, 5, 6, Pl. xxxix, est au moins trois fois plus petit que le noyau de l'œuf ; or les deux seules figures peu démonstratives qui représentent la prétendue fusion de ces noyaux les montrent avec un *diamètre égal* (fig. 7-8) ; d'une part, le noyau anthéridien serait devenu brusquement au moins *trois fois plus gros* ; d'autre part, le noyau de l'œuf aurait subi une *réduction* de volume très sensible (comparer les fig. 3, 4, 5, 6, 7, 8) ; l'auteur a dû être frappé lui-même de ces anomalies, et il nous devait une explication.

Ces deux fig. 7, 8 s'appliqueraient bien plutôt à une division du noyau de l'article terminal qu'à une fusion, surtout si l'on ajoute qu'à ce moment les nucléoles ont disparu.

Quoi qu'il en soit, la question méritait d'être reprise ; nous avons examiné un grand nombre de préparations des premiers états du périthèce dans le *Sphærotheca Castagnei* provenant du Houblon : nous avons une longue série de dessins de ce périthèce à tous les états, et nous les donnerons dans un mémoire spécial ; nous n'avons jamais réussi jusqu'à ce moment à constater le moindre indice d'une première fusion de noyaux ; nous avons par contre, et avec la plus grande facilité, suivi la fusion des noyaux de l'asque. Nous ne voulons pas pour l'instant entrer dans plus de détails ; mais nous pouvons dire que les recherches de Harper ne modifient en rien la définition de la sexualité chez les Ascomycètes, telle que nous l'avons formulée ; une partie de ses observations confirment nos résultats ; une autre, formulée d'ailleurs très incomplètement, porte en elle un cachet d'in vraisemblance que nous avons dû faire remarquer ; si l'on joint à cela que, malgré tous nos efforts, nous n'avons point réussi à vérifier l'existence d'une fusion entre le noyau de l'anthéridie et celui de l'oogone, on conviendra, — nous le pensons du moins, — qu'on ne peut accorder aucune importance à cet essai de réhabilitation de la théorie de de Bary.



Il est naturel au contraire d'attribuer la signification d'une fécondation à l'union de deux noyaux s'effectuant à la base de chacun des asques. Ce phénomène est certainement en dehors des manifestations de la vie végétative ; à la suite de cette fusion, le noyau sexuel change de caractère ; son volume augmente et sa structure se modifie ; il n'est plus susceptible que d'un nombre déterminé de bipartitions ; l'hésitation sur l'interprétation de cette fusion n'est guère possible, lorsqu'on voit que les résultats rappellent ceux de la reproduction sexuelle chez beaucoup de végétaux : à la suite de l'acte fécondateur, il y a formation d'un asque renfermant des spores, autrement dit d'un sporocarpe.

Nous ne parlons pas de l'origine différente des noyaux sexuels en présence : dans plusieurs cas, leur parenté semble très rapprochée chez les Ascomycètes, mais il n'est pas impossible que, dans d'autres cas, cette parenté soit très éloignée : à cet égard, les observations de notre préparateur et élève, M. Sappin-Trouffy, sont des plus intéressantes : chez les Urédinées, les noyaux copulateurs forment deux séries parallèles distinctes, à partir de l'écide jusqu'à la téléutospore, et c'est à ce moment seulement qu'a lieu la formation de l'œuf (1).

La reproduction sexuelle des champignons supérieurs peut être considérée actuellement comme bien établie : elle n'a plus devant elle aucune objection sérieuse ; son étude est plus avancée que celle de beaucoup d'autres groupes de thallophytes où la reproduction sexuelle est connue et admise depuis longtemps ; mais le domaine sur lequel elle s'exerce est si vaste, les observations qui peuvent la mettre en évidence sont si délicates et parfois si longues qu'il n'est pas trop du concours de tous pour en élucider

(1) Sappin-Trouffy : *Sur la signification de la fécondation chez les Urédinées* (Comptes rendus, Académie des Sciences, 10 février 1896).

les détails et pour en préciser dans chaque cas particulier la nature ; encore faut-il ne pas avancer prématurément et sans apporter de preuves, comme l'a fait Harper, des faits qui, s'ils étaient bien établis, tendraient à en faire disparaître l'homogénéité qui en est, à ce moment, le plus remarquable caractère.

---

SUR LA SIGNIFICATION  
DE LA  
FÉCONDATION CHEZ LES URÉDINÉES

Par SAPPIN-TROUFFY

---

« Lorsque nous avons présenté à l'Académie, il y a bientôt deux ans, un Mémoire intitulé : *Recherches histologiques sur les Urédinées*, le Rapport de la Commission du prix Desmazières nous faisait entrevoir que la réduction du nombre des chromosomes apporterait à nos observations un argument décisif dans la question de la fécondation (1). Aujourd'hui, nous avons la satisfaction de pouvoir établir que cette réduction se produit et que, par suite, la fécondation chez les Urédinées est absolument comparable à celle des plantes et animaux supérieurs.

« Il est facile de s'en convaincre en étudiant la manière dont se comporte le noyau dans le cycle complet du développement des Urédinées :

« A. Structure générale du noyau de la plante.

« B. Division du noyau.

(1) *Comptes rendus*, 17 décembre 1894.

« C. Fécondation.

« D. Germination de l'œuf.

« E. Comparaison avec les phénomènes de fécondation tels qu'ils sont actuellement connus ailleurs.

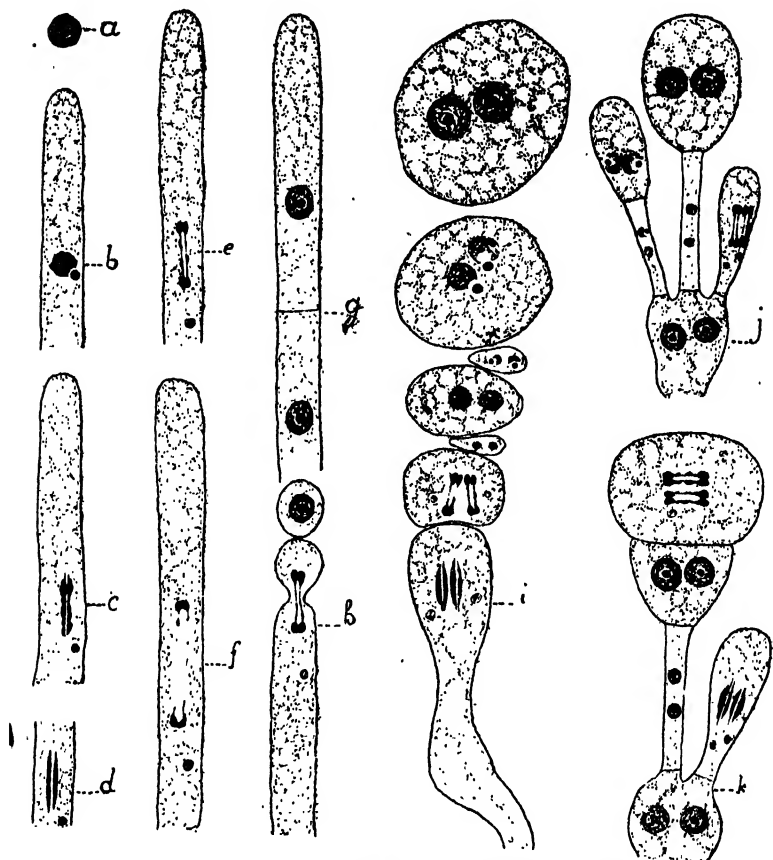


FIG. 1. — a-h, *Puccinia Liliacearum* ; i, Ecidiospore de *Puccinia Caricis* ; j, Urédospore de *Puccinia Graminis* ; k, Téleutospore de *Triphragmium Isopyri*.

« A. Le noyau à l'état de repos possède deux chromosomes, fusionnés en une seule masse formée de nombreux replis chromatiques; au centre, on distingue un nucléole, à la périphérie une membrane nucléaire (fig. 1, a.)

« Ce noyau est petit dans le thalle et la spermogonie, mais il augmente rapidement de volume dans l'écidiospore, l'urédospore et la téléutospore.

« B. La multiplication du noyau se fait à l'extrémité des filaments par division indirecte. Cette division a lieu perpendiculairement au grand axe du tube.

« Lors de la karyokinèse, la charpente chromatique se contracte et se rassemble en un seul cordonnet pelotonné. Le nucléole se montre sur le côté et disparaît dans le protoplasme avant la fin de la division (fig. 1, b). A ce moment, il apparaît au centre du noyau une ligne de substance transparente, qui partage la masse chromatique en deux chromosomes (fig. 1, c). Ces corps sont variqueux, parallèles entre eux et à l'axe du tube.

« Au stade suivant, chaque chromosome s'allonge en une petite bandelette (fig. 1, d), qui se renfle bientôt en massue à ses deux extrémités, tandis qu'elle s'amincit peu à peu au milieu et se sépare en deux moitiés ou chromosomes secondaires (fig. 1, e). Après la scission, les chromosomes secondaires forment deux couples qui s'écartent progressivement de l'équateur, et, arrivés aux pôles, chacun des couples donne naissance à un noyau-fille (fig. 1, f). Enfin, les noyaux-filles s'éloignent de plus en plus l'un de l'autre et prennent bientôt les caractères du noyau à l'état de repos. Peu après, une cloison transversale apparaît au milieu, délimitant deux nouvelles cellules (fig. 1, g).

« Depuis la sporidie produite par le promycélium jusqu'à la formation de l'écidiospore, chaque extrémité de filament ne possède qu'un seul noyau, qui se divise ainsi que nous venons de l'indiquer : il en résulte que les conidies, produites dans les spermogonies, n'ont qu'un seul noyau (fig. 1, h).

« A partir de l'écidiospore jusqu'à la téléutospore, chaque extrémité de filament possède deux noyaux qui

se divisent parallèlement : il en résulte que l'écidiospore (fig. 1, i), l'urédospore (fig. 1, j) et la téléutospore (fig. 1, k) ont deux noyaux d'origine différente ; dans la téléutospore, la parenté des noyaux se trouve ainsi très éloignée.

« C. Avant la fécondation, on n'observe dans la marche

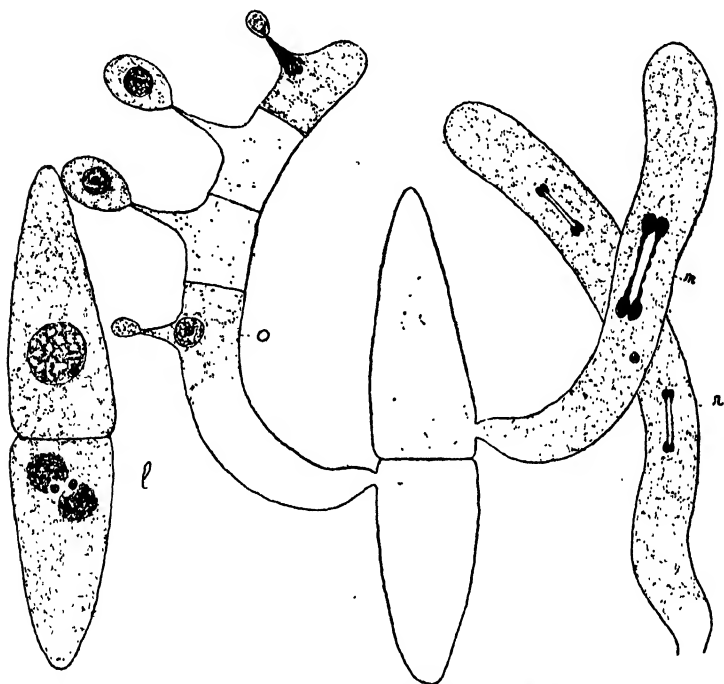


FIG. 2. — Téléutospore de *Gymnosporangium Clavariæforme*; Germination.

de la division aucune réduction du nombre des chromosomes ; les noyaux en présence sont *entiers*, c'est-à-dire qu'ils renferment deux chromosomes (fig. 1, k). Ces noyaux ont le même volume et la même valeur ; ils contiennent de gros nucléoles.

« Durant la fécondation, les membranes nucléaires disparaissent ; mais, aussitôt après la fusion, il s'en forme une nouvelle autour du noyau sexuel (fig. 2, l). Les

chromosomes, au nombre de quatre, s'unissent en un seul filament nucléaire; ce filament décrit à la surface un certain nombre de courbes qui donnent au noyau un aspect spongieux; au centre, on distingue un gros nucléole qui devient de moins en moins sensible aux réactifs.

« La fusion des éléments nucléaires est toujours complète; de plus, comme chaque noyau apporte deux chromosomes, il en résulte que la substance chromatique se trouve *doublée* et le volume du noyau sexuel augmenté.

« Notre attention doit maintenant se porter tout entière sur le promycélium : c'est là que va se produire la réduction de la substance chromatique.

« D. L'œuf germe par l'intermédiaire d'un promycélium qui fournit quatre sporidies (fig. 2, o). Le noyau se porte au milieu et se divise en deux autres; mais la figure karyokinétique, au lieu de présenter *quatre chromosomes*, comme ce serait le cas dans la division ordinaire, n'en présente plus que *deux* (fig. 2, m). Il y a donc, dans cette division, *réduction de moitié du nombre des chromosomes* du noyau sexuel. Les deux chromosomes sont placés à droite et à gauche d'un axe de substance amorphe, qui paraît correspondre à un fuseau nucléaire. Leur volume est deux fois plus grand que dans les noyaux végétatifs; cependant la division n'en présente pas moins la même marche et les mêmes caractères.

« A peine cette division est-elle achevée, que les noyaux de la première génération commencent une nouvelle bipartition (fig. 2, n). Les noyaux ne passent donc pas à l'état de repos pour compléter, par la nutrition, leurs éléments, ce qui fait que la substance chromatique n'augmente pas de volume; ils sont dépourvus de nucléole et de membrane nucléaire. Par suite, les chromosomes sont *moitié plus petits* que ceux du noyau générateur. A part cela, la division n'offre rien de particulier. Les deux chromosomes se retrouvent dans les noyaux de la seconde géné-

ration avec moitié moins de substance chromatique. En un mot, le noyau sexuel subit deux bipartitions successives : la première est réductionnelle du nombre des chromosomes, la seconde est à la fois équationnelle et réductionnelle de la substance chromatique.

« E. Comparons maintenant ces phénomènes de réduction à ceux que l'on observe chez les animaux et les plantes supérieures. Deux types sont aujourd'hui bien étudiés ; d'une part, chez les animaux, le *Pyrrochoris apterus* ; de l'autre, chez les végétaux, le *Lilium Martagon*.

« Dans ses recherches sur la fécondation du *Pyrrochoris apterus*, M. Henking a vu que le noyau de l'ovule et le noyau de la cellule mère du spermatozoïde subissaient chacun deux bipartitions. D'après cet auteur, la première est une division réductionnelle du nombre des chromosomes ; la seconde, une division équationnelle : il nous semble qu'elle est, de plus, réductionnelle de la quantité de la substance chromatique. Or ces deux divisions sont absolument identiques à celles que nous venons d'indiquer dans le promycélium.

« Dans le *Lilium Martagon*, M. Guignard a également signalé les phénomènes de réduction qui portent sur le nombre des chromosomes dans les noyaux sexuels au moment de la fécondation.

« Chez les Urédinées, on trouve à la fois réduction du nombre des chromosomes et réduction de la substance chromatique, seulement ces phénomènes, au lieu de précéder la fécondation la suivent, ce qui ne change rien au résultat : partout l'œuf conserve les propriétés de l'espèce et les transmet intégralement aux descendants avec le même nombre d'éléments chromatiques (1). » \*

(1) Ce travail a été fait au Laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences de Poitiers, dirigé par M. Dangeard.



# UNE MALADIE DU PEUPLIER

## DANS L'OUEST DE LA FRANCE

Par P.-A. DANGEARD

---

Cette maladie des peupliers m'a été signalée par l'administration des forêts, qui m'engagea à en entreprendre l'étude.

Dans une première excursion faite à Béruges, à quelques kilomètres de Poitiers, en compagnie de M. l'Inspecteur adjoint du Châtenet, je pus me rendre compte de la gravité de cette maladie ; beaucoup d'arbres sont atteints ; un grand nombre ont déjà disparu et parmi ceux qui restent encore indemnes, tout fait prévoir qu'ils seront attaqués à leur tour dans un avenir plus ou moins éloigné.

Les symptômes sont à peu près identiques à ceux qui ont été indiqués par Vuillemin (1) et Prillieux (2) dans la maladie du peuplier pyramidal : la cime de l'arbre se dessèche progressivement, ainsi que l'extrémité des rameaux : aussi, je n'examinai tout d'abord dans cette excursion que la partie aérienne de l'arbre, comptant y

(1) Vuillemin. *La maladie du peuplier pyramidal* (Comptes rendus, Acad. sciences, mars 1889).

(2) Prillieux. *Note sur la maladie du peuplier pyramidal* (Id., 27 mars 1889).

rencontrer le *Didymosphæria populina* Vuillemin ; mais ce parasite était totalement absent : je remarquai seulement la présence abondante, sur les arbres malades, du *Calicium populneum* (De Brond.) ; il se trouve sur les branches et les rameaux encore vivants ; à l'endroit des taches qu'il forme, l'écorce est plus blanche, crevassée dans le sens de l'axe : la fructification ne se montre guère que sur les rameaux de trois ans et plus ; mais le mycélium existe déjà bien développé sur les rameaux de deux ans.

M. Saccardo, à qui j'en confiai la détermination, voulut bien me répondre que les auteurs, autant qu'il le savait, n'avaient pas indiqué la présence de cette espèce sur les branches vivantes.

Les *Calicium* sont rangés parmi les Lichens ; or, les Lichens si nombreux sur les arbres sont considérés comme n'ayant besoin de prendre aucune nourriture à l'intérieur du substratum. Ce n'est pas le cas du *Calicium populneum* ; l'algue manque le plus souvent et le champignon réduit à ses seules forces devient nécessairement parasite ; le mycélium toutefois ne pénètre pas profondément dans l'écorce ; il ne dépasse guère les deux premières assises sous-épidermiques, arrêté qu'il se trouve par le fonctionnement de la zone génératrice corticale ; son influence continue toutefois à se faire sentir, car, à l'endroit des taches occupées par le parasite, la couche subéreuse acquiert une bien plus grande épaisseur que dans les parties saines.

Malgré l'influence bien évidente du *Calicium* sur la végétation des rameaux, et malgré son abondance, nous ne pouvions lui attribuer le rôle important dans cette maladie des peupliers ; il contribue à affaiblir un organisme malade ; mais la véritable cause de la maladie est ailleurs.

Les peupliers sont souvent atteints par groupes de

deux ou trois; la contamination semble se faire de l'un à l'autre. Il y avait là une indication précieuse : lorsqu'il s'agit en effet d'un parasite aérien, la dissémination des spores ou des germes se fait très facilement, soit par le vent, soit par les insectes, et elle n'est pas restreinte nécessairement à l'arbre le plus voisin ; lorsqu'on a affaire à un parasite du système racinaire, il n'en est plus de même ; le parasite s'étend peu à peu d'un arbre à l'autre.

Je me trouvai ainsi amené à faire une étude très attentive des racines, et, à une seconde excursion faite dans les mêmes conditions, j'apportai au Laboratoire une assez grande quantité de racines munies de leurs radicelles : à vrai dire, je n'avais qu'une médiocre confiance dans le résultat de cet examen, car, pendant l'arrachage, je n'avais aperçu ni mycélium, ni fructification d'aucune sorte.

Cependant, dès l'examen au microscope de la première coupe, je reconnus la présence sur les très jeunes radicelles d'un parasite avec son sporange et son mycélium ; il appartient à la famille des Chytridinées.

Sur les sections transversales, on voit que les tubes mycéliens sont intracellulaires ; ils s'étendent dans toute l'écorce jusqu'à l'endoderme, les sections longitudinales en apprennent davantage : on y trouve fréquemment des sporanges plus ou moins arrondis et de grosseur variable ; les filaments mycéliens sont insérés en un seul point du sporange, mais ils se ramifient très rapidement et forment de gros cordons qui rampent à l'intérieur des cellules *le long des parois* : cette position, si l'on n'était prévenu par l'examen préalable des sections transversales, conduirait facilement à les décrire comme étant situés à l'intérieur des méats intercellulaires.

Le protoplasma des sporanges est dense : il renferme de nombreux noyaux ; certains sporanges, en effet, peuvent en renfermer de cinq à six cents noyaux : ce sont ceux qui

approchent de la maturité; les plus jeunes en ont beaucoup moins. Les filaments mycéliens ne présentent aucune cloison : ils restent unicellulaires et les noyaux sont dispersés irrégulièrement à leur intérieur.

On trouve de place en place sur ces filaments des formations qui présentent un grand intérêt; un gros rameau mycélien pénètre à l'intérieur d'une cellule et là il se ramifie en un grand nombre de ramuscules dont les derniers sont excessivement fins et délicats ; ils enserrant le protoplasma et le noyau ; l'ensemble forme une sorte de pelote dont la signification échappe tout d'abord ; ces organes peuvent être comparés aux suçoirs des Péronosporées et en particulier du *Peronospora calotheca* ; mais la ramification est plus abondante et les ramuscules beaucoup plus fins. On ne connaissait pas encore jusqu'ici chez les Chytridinées des organes spéciaux ainsi différenciés en suçoirs sur le mycélium ordinaire ; c'est là une spécialisation de fonctions qui, à elle seule, suffirait à justifier la création d'un nouveau genre.

Il nous a été impossible de voir jusqu'ici comment germent les sporanges : nous ne serions nullement étonné que cette germination se produisit seulement après la désagrégation des racines attaquées, car, chez plusieurs, la membrane était très épaisse et le protoplasma intérieur renfermait de l'huile en abondance ; il s'agissait certainement de spores durables ou kystes.

Outre cette Chytridinée, les racines du peuplier montrent très fréquemment des mycorhizes exotropiques exactement semblables à celles qui ont été si bien étudiées par Franck chez les Cupulifères (1) : elles sont surtout abondantes sur les racines des peupliers sains et vigoureux, ce qui justifie l'opinion que l'on se fait de leur utilité pour l'arbre.

(1) Frank. *Lehrbuch der Botanik*, 1892, p. 260-261. On y trouvera la bibliographie du sujet.

En résumé, dans l'étude de cette maladie des peupliers, nous avons reconnu la présence d'un parasite qui attaque et détruit les plus jeunes racines ; il appartient aux Chytridinées ; or, les représentants de cette famille actuellement connus causent pour la plupart des épidémies redoutables chez les algues inférieures et certains animaux (1) ; il est donc assez naturel de penser que c'est bien ce parasite qui, dans le cas considéré, produit cette maladie, en supprimant une partie du système racinaire et en utilisant à son profit les éléments puisés dans le sol par les jeunes racines. La sève devenant insuffisante, les parties basses seules en profitent, les parties hautes meurent progressivement.

Sur ces arbres épuisés, le *Calicium populneum* se développe en abondance ; il ne peut qu'aider le premier parasite dans son œuvre de destruction.

Sil'on admet avec nous l'action de la Chytridinée, il est facile de s'expliquer à la fois l'extension de la maladie et le groupement des arbres malades ; l'extension se fait par les zoospores probablement semblables à celles des espèces de la même famille ; elles circulent dans l'eau des ruisseaux et des rivières et çà et là pénètrent dans les racines des peupliers plantés sur les rives ; si le milieu est très humide, elles se multiplient et se développent dans tout le système racinaire ; si le milieu est trop sec, elles succombent et l'arbre reste plus ou moins indemne ; quant au groupement des arbres malades, il tient à la contamination qui s'opère d'un système racinaire à l'autre le plus voisin.

Les conseils que l'on peut donner actuellement en s'appuyant sur la nature et la biologie du parasite sont :

(1) On peut consulter à ce sujet : P.-A. Dangeard, *Mémoire sur les Chytridinées* (Le Botaniste, 1<sup>re</sup> série) ; A. Fischer, *Die Pilze* (Rabenhorst's Kryptogamen-Flora), etc.

1° Diminuer l'humidité autour des pieds d'arbres lorsque la chose est possible ;

2° Isoler par une tranchée les arbres restés vigoureux des arbres malades.

Nous désignons ce parasite sous le nom de *Rhizophagus populinus* sp. nov. ; nous nous sommes assuré qu'il est très répandu aux environs de Poitiers et il est à prévoir qu'on le trouvera partout où cette même maladie exerce ses ravages.

---

# RECHERCHES MYCOLOGIQUES

Par SAPPIN-TROUFFY

---

Au cours de nos recherches sur les Urédinées (1), où nous avons établi d'une part les rapports intimes, étroits qui s'établissent entre le parasite et la plante attaquée, et de l'autre, le rôle important que joue le noyau dans la formation des spores et dans l'acte de la fécondation, il nous a été donné d'étudier quelques autres espèces ; les unes vivent en parasite sur les *Urédinées* et elles ont donné lieu récemment à des erreurs qu'il était important de rectifier ; une autre appartient aux *Protobasidiomycètes* et ses caractères de transition entre deux groupes importants la rendent des plus intéressantes.

## 1° Parasites des Urédinées.

Les parasites des Urédinées sont représentés par des formes conidiennes qui appartiennent à d'autres champignons sur la nature desquels nous ne possédons encore que très peu de renseignements. Mais nous reviendrons plus loin sur l'historique.

Jusqu'ici nous n'avons trouvé que deux champignons

(1) Le mémoire est à l'impression.

qui soient réellement parasites des Urédinées, ce sont : le *Tubercularia persicina* Ditm. et le *Darluka filum* Cast. Le premier vit sur la forme æcidium, le second attaque l'écidiospore et la téléutospore.

## TUBERCULARIA PERSICINA DITM.

Ce champignon est décrit dans les mémoires de Tulasne (1), de M. Plowright (2) et dans une note de M. Max. Cornu (3). Il est caractérisé par la présence de conidies qui naissent une à une à l'extrémité de tubes qui se dressent en touffe serrée au-dessus des conceptacles écidien. Les conidies lisses et sphériques forment une sorte de poussière violette caractéristique.

On les rencontre sur divers æcidium, tels que les *Æci. Thesii*, *Æci. Tussilaginis*, *Æci. Convallariæ*, *Æci. Rhamni*, *Æci. Orchidum*, *Æci. Periclymeni*, *Æci. Grossulariæ*, *Ceoma Mercurialis*, *Endophyllum Euphorbiæ*, *End. sempervivi*, *Peridermium Pini* et *Ræstelia cancellata*.

Ce sont là les seuls caractères que nous ayons pour le déterminer : on ne connaît pas encore la forme parfaite. Aussi ne faut-il pas s'étonner s'il a été l'objet de plusieurs interprétations.

Desmazières le publie d'abord sous le nom d'*Uredo lilacina* (4) : quelque temps après, il rectifie son erreur. Il donne en outre comme synonyme du *Tubercularia* le *Sclerotium Circæ sehum*.

Tulasne, dans son second mémoire sur les Urédinées et

(1) Tulasne. *Second mémoire sur les Urédinées et les Ustilaginées*. (An. des sc. nat., 1854, p. 83 (voir en note).

(2) Plowright. *A monographie of the British Uredineae and Ustilagineae*, 1889, p. 299.

(3) Max. Cornu. *Sur quelques champignons parasites des Urédinées* (*Tubercularia persicina* Ditm., *Sphæria leopophaga* Tul. et *Tubercularia vinosa* Sacc). *Bul. de la Société bot. de France*, 1883, p. 222.

(4) Consulter Max. Cornu, *loc. cit.*



les Ustilaginées, le rapproche du *sphæria lepophaga* Tul. (1).

Plus tard, M. Saccardo crée, de ce champignon, une espèce nouvelle, le *Tubercularia vinosa* Soc. pour désigner la forme parasite sur le *Ræstelia cancellata* (2). L'identification a été établie par M. Max. Cornu.

Enfin, dans ces dernières années, M. Vuillemin, croyant avoir affaire à une Urédinée, attribue l'appareil conidien du *Tubercularia* à l'Urédinée dont il est le parasite. Les observations de l'auteur ont fait l'objet de deux communications à l'Académie (3); elles ont porté sur l'*Endophyllum sempervivi* et le *Peridermium Pini*.

Sur l'*Endophyllum sempervivi*, il arrive à cette conclusion :

« La découverte, chez une Urédinée, de conidies analogues à celles qui ont été mentionnées chez les champignons les plus divers, permet, en comblant une dernière lacune, d'étendre à tous les ordres de champignons, pourvus d'un mycélium cloisonné, l'existence d'appareils conidiens. Elle apporte une nouvelle confirmation aux idées de Tulasne sur les affinités des Urédinées et des Protobasidio-mycètes. »

Sur le *Peridermium Pini*, l'appareil conidien est interprété de la même manière, et M. Vuillemin termine ainsi ses observations : « Ce qui est spécial à ce champignon (*Peridermium Pini*), c'est la prédominance de l'appareil conidien sur les spores appartenant aux types bien définis de la plupart des Urédinées. Les homologues des téléospores et des éléments écidien, en tout ou en partie stériles, jouent essentiellement un rôle protecteur. La multiplication et la dissémination sont normalement assurées par les conidies qui, dans les autres genres,

(1) Tulasne. *Loc. cit.*

(2) J. Michelia, t. I, p. 262.

(3) Comptes rendus de l'Ac. des sc., 1892.

n'ont été observées qu'une fois, encore dans des conditions exceptionnelles... »

« L'avortement des téléospores et le développement corrélatif de l'appareil conidien, anormaux chez les autres Urédinées connues, deviennent le trait caractéristique de l'organisation du parasite du *Pinus montana*. Cette propriété justifie la création d'un genre nouveau. Le nom d'*Ecidiconium* rappellera son caractère distinctif. »

On ne saurait admettre les conclusions de l'auteur : le parasite a été confondu avec son hôte. Il s'agit, en effet, de l'appareil conidien du *Tubercularia persicina*.

Voici en quelques mots la structure de ce champignon.

Nous prendrons comme type de cette étude la forme parasite sur l'*Endophyllum Euphorbiæ*.

Il est nécessaire d'abord, pour en avoir une idée exacte, de rechercher les caractères qui le distinguent de l'*Endophyllum*. Cette différence réside dans l'appareil végétatif.

Si nous considérons, par exemple, le mycélium de l'*Endophyllum*, on voit que les cellules sont des cellules typiques, elles ne renferment qu'un seul noyau. Cette disposition existe également dans la spermogonie. On ne trouve deux noyaux que dans les écidiospores, les cellules du pseudoperidium et dans les filaments sporigènes qui leur donnent naissance.

Dans le *Tubercularia*, au contraire, la disposition des noyaux n'est pas la même ; entre les cloisons, il existe deux noyaux. Par suite, si l'on compare les deux mycéliums, on s'aperçoit que le mycélium du *Tubercularia* renferme un nombre double de noyaux. En outre, ces noyaux sont petits et se colorent plus difficilement que ceux de l'*Endophyllum*. A part cela, les tubes ont sensiblement le même diamètre dans les deux espèces. Mais ce n'est pas tout.

Le *Tubercularia* agit sur l'*Endophyllum* en véritable parasite. C'est-à-dire qu'il envoie çà et là de minces rameaux à l'intérieur des cellules de l'*Endophyllum*. Il arrive ainsi

à détourner à son profit le protoplasme de son hôte. Comme l'*Endophyllum* est déjà lui-même parasite, il en résulte qu'il y a là un double phénomène de parasitisme caractéristique. L'*Endophyllum* abandonne peu à peu son protoplasme et ne tarde pas à succomber.

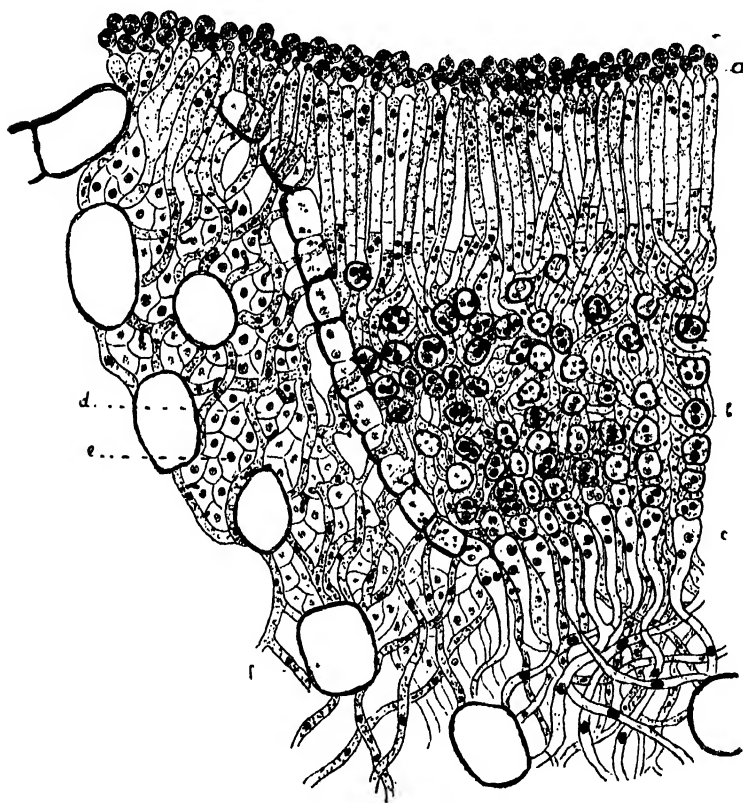


FIG. 1.

Le parasite attaque surtout l'écide (fig. 1), parce que c'est là principalement que l'*Endophyllum* fait converger les réserves pour la formation des écidiospores. Le mycélium devient de plus en plus abondant et forme en ce point un réseau dans les mailles duquel sont compris

les filaments sporigènes et les écidiospores ; à la partie supérieure se forme l'appareil conidien (fig. 1, a).

Cet appareil se compose d'un feutrage mycélien qui recouvre l'écide, quelquefois même le pseudopéridium (fig. 1), et le pseudoparenchyme (fig. 1). Du feutrage se dressent ensuite une série de tubes cylindriques contenant, au milieu d'un protoplasme dense, deux noyaux ; c'est à l'extrémité de ces tubes que se forment les conidies. Leur formation a lieu de la manière suivante :

Chaque tube bourgeonne à son extrémité une petite papille ; cette papille reste reliée au tube à l'aide d'un pédicule. A ce moment, les deux noyaux du tube entrent en voie de division : chacun d'eux paraît avoir comme chez les urédinées deux chromosomes ; mais comme ils sont réduits à l'état de point, il est bien difficile de les distinguer. La division a lieu au même niveau perpendiculairement au grand axe, de sorte que les deux noyaux-filles supérieurs se trouvent accolés au pédicule ; ils s'y engagent l'un après l'autre, et, quand ils sont arrivés dans la conidie, ils passent à l'état de repos ; leur contour devient sphérique.

Les deux noyaux-filles inférieurs se divisent une seconde fois, et il se formera une seconde conidie qui refoulera la première et ainsi de suite.

La conidie grossit, sa paroi se cutinise et prend une coloration violette. Bientôt elle se détache et tombe. Lorsque le milieu se trouve favorable à son développement, elle germe en un tube grêle et flexueux dans lequel se porte le protoplasme et les noyaux.

Plus tard, vers la fin de la végétation, il paraîtrait, d'après M. Plowright, que le mycélium du champignon donnerait naissance à un sclérote ; mais ce dernier organe nous est resté jusqu'ici tout à fait inconnu.

Sur le *Peridermium Pini* et l'*Æci. Lycopsidis* le parasite présente la même structure et la même disposition.

On le voit, l'appareil conidien que nous venons de décrire est absolument étranger à l'urédinée : il appartient à son parasite. De plus nos observations confirment d'une façon péremptoire la manière de voir de Tulasne et de Max. Cornu. On ne saurait donc admettre, comme le pense M. Vuillemin, l'existence d'un cinquième appareil de fructification chez les Urédinées.

DARLUCA FILUM CAST.

Ce parasite est très répandu sur les Urédinées à l'état de pycnide. Les conidies rappellent la forme d'une téléospore de Puccinie : elles sont comme elles bicellulaires et effilées aux deux extrémités.

D'après Max. Cornu, le *Darluca filum* serait l'état conidial d'un petit Pyrénomycète qui attaquerait la téléospore du *P. Prunorum* et du *P. Caricis* (1).

Fuckel l'a trouvé également sur les urédospores de plusieurs espèces et sur les téléospores de l'*Uromyces Cytisii* (2).

Enfin Tulasne mentionne une petite sphérie (*Diplodia punctata*) qu'il a trouvée à l'état de pycnide sur divers tels que les *Uredo farinosa*, *Ur. Salicis*, *Ur. Euphorbiæ*, *Ur. Epilobii* (3). Cette sphérie ne pouvait être autre chose, à notre avis, que le *Darluca filum*.

Nous étudierons également ce champignon dans sa structure et dans ses rapports avec l'urédinée. Nous choisirons pour exemple la forme parasite sur *P. Porri*.

La figure 2 représente une portion d'*Uredo* complètement envahie par le parasite. Les caractères des deux champignons y sont indiqués au même grossissement. Les grandes cellules (fig. 2, a) sont celles du support

(1) Max. Cornu, *loc. cit.*

(2) Fuckel. *Symbolæ myc.*, p. 387.

(3) Tulasne, *loc. cit.*

commun. A droite l'épiderme est soulevé et rejeté sur le côté (fig. 2. ép). Entre les urédospores on voit trois pycnides (fig. 2. P, P') dont deux sont encore en voie de formation (fig. 2. P', P').

Le mycélium du parasite embrasse tout le sore et se fixe sur l'urédinée au moyen de crampons. Ces organes sont principalement nombreux sur les urédospores (fig. 2, u) ; ils ont pour mission d'en retirer le contenu.

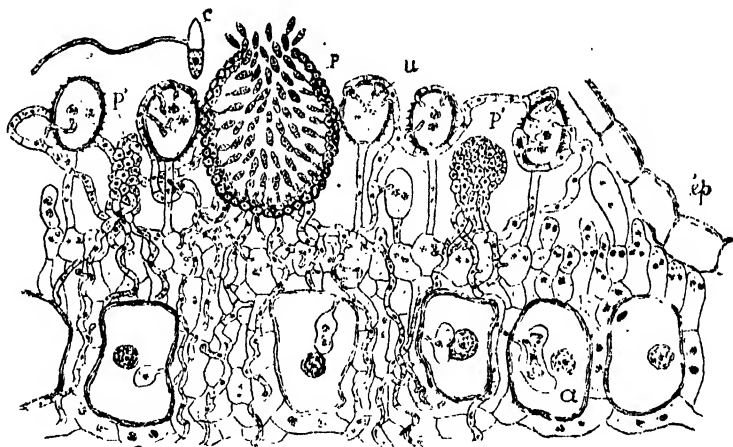


FIG. 2.

Les rapports qui s'établissent entre l'hôte expliquent assez bien la différence d'aspect que l'on constate entre les deux champignons. Le parasite est riche en matières nutritives, tandis que l'urédinée est en partie vide ; tout au plus y trouve-t-on quelques noyaux au milieu d'un protoplasme qui devient de plus en plus rare. Le *Darluka filum* joue essentiellement un rôle destructeur.

Les noyaux sont petits et difficiles à colorer ; ils forment entre les cloisons de simples taches chromatiques. Il n'y en a généralement qu'un seul par cellule.

Les tubes sont irréguliers et très rameux ; leur diamètre est variable. Les plus gros se trouvent entre les

urédospores ; c'est sur ces derniers que prennent naissance les pycnides.

La pycnide débute par une petite masse compacte de cellules qui se cloisonnent dans toutes les directions (fig. 2, P'). Mais, au fur et à mesure que l'organe augmente de volume, il apparaît au centre une cavité (fig. 2, P). La paroi qui limite cette cavité comprend deux ou trois rangées de cellules ; les plus externes deviennent stériles et se cutinisent, les plus internes fournissent les conidies.

A cet effet chaque cellule engendre à sa face interne un petit tube qui reçoit d'elle un noyau. Le tube s'allonge et s'isole à la base à l'aide d'une cloison.

Bientôt le noyau du tube se divise et une cloison apparaît au milieu délimitant à la base un court pédicelle. Enfin le noyau de la cellule supérieure subit une dernière division avec formation d'une cloison transversale. La conidie se trouve ainsi formée de deux cellules contenant chacune un seul noyau. Ce noyau est petit et entouré d'un protoplasme granuleux. A maturité, la conidie se détache de son pédicelle et tombe dans la cavité centrale. Il s'en produira de même une seconde, puis une troisième, etc. Comme le phénomène se répète le même pour toutes les cellules qui tapissent la face interne de la paroi, il en résulte que la pycnide est vite remplie de petits corps bicellulaires. Mais à ce moment, une déchirure se produit au sommet et les conidies s'échappent librement.

La germination a lieu à la surface de l'eau ; chaque cellule engendre un nouveau mycélium.

Le parasite présente la même structure sur les téléospores du *P. Graminis* et du *P. Menthæ*.

En résumé, les Urédinées sont, au cours de leur existence, sujettes à deux maladies nettement caractérisées ; l'une est spéciale à l'écide, l'autre à l'urédospore et à la téléospore. Ces maladies sont causées par les champignons que nous venons d'étudier.

## 2° *Auricularia auriculæ Judæ* L.

Ce champignon, désigné vulgairement sous le nom d'*oreille de Judas*, est un type intermédiaire entre les *Urédinées* et les *Protobasidiomycètes*. Il appartient, d'après la classification de M. Brefeld, à la tribu des *Auriculariées*(1). Les basides sont cloisonnées transversalement comme s'il s'agissait d'une téléutospore de *Coleosporium*.

D'après la structure histologique, nous avons, le premier, attribué à la téléutospore des *Coleosporium* sa véritable signification, ainsi qu'en témoigne le passage suivant dû à la bienveillante attention de notre maître, M. Dangeard, qui ne voulait pas nous laisser devancer dans nos recherches sur les *Urédinées* (2).

« La baside, dit-il, est une oospore dans laquelle le noyau sexuel se divise immédiatement sans former de promycélium : les basides cloisonnées des *Protobasidiomycètes* (Brefeld) établissent le passage ; l'oospore forme encore dans ce cas un véritable promycélium interne dont chaque cellule fournit ensuite une conidie ; cette disposition se rattache sans transition à celle des téléutospores de *Coleosporium*, dans lesquels, d'après une observation extrêmement intéressante de Sappin-Trouffy, le cloisonnement est précédé d'une fusion de noyaux. »

La téléutospore des *Coleosporium* est simple avant et pendant la fécondation : c'est une probaside ainsi que l'ont prévu MM. Brefeld (3) et van Tieghem (4). Elle ne se cloisonne qu'au moment de la germination pour former un

(1) Brefeld. *Untersuchungen aus dem Gesamem. der Mykologie*, VIII heft. *Basidiomyceten*, II, p. 27.

(2) Consulter *le Botaniste*, 1894, 4<sup>e</sup> série, 1<sup>er</sup> et 2<sup>e</sup> fascicule, p. 58.

(3) Brefeld. *Die Brandpilze*, X heft. *Classification des Basidiomycètes*.

(4) Van Tieghem. *Sur la classification des Basidiomycètes* (J. de Bot., VII, 1893).



promycélium interne : c'est ce promycélium qui a été de tout temps regardé comme une téléutospore.

La formation d'un promycélium interne n'offre aucun doute, car M. Dangeard a retrouvé une semblable production dans la baside des *Protobasidiomycètes*. Il restait cependant à établir d'une façon plus directe le passage

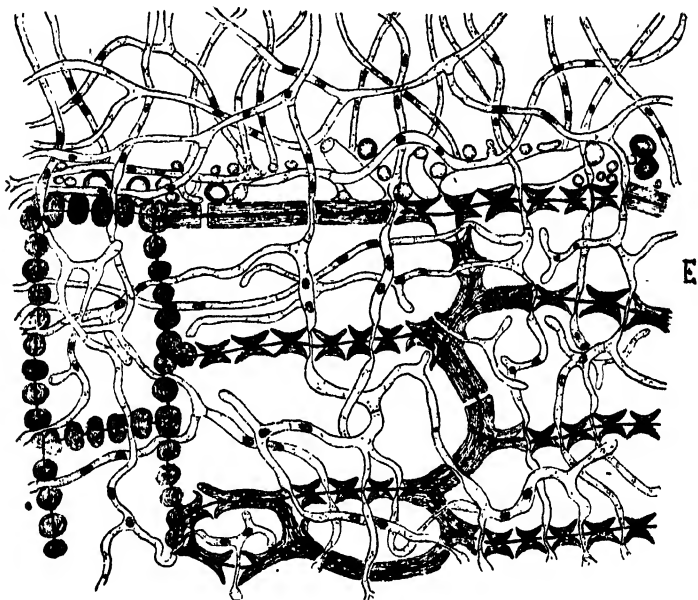


FIG. 3.

des *Urédinées* aux *Protobasidiomycètes* ; mais l'espèce que nous allons étudier comble cette lacune.

L'*Auricularia auriculæ Judæ* vit sur les troncs de sureaux ; il a l'aspect d'une lame gélatineuse plissée en forme de pavillon d'oreille ; cette lame est fixée au support par une portion rétrécie ou pied. La face inférieure convexe est stérile, la face supérieure concave tapissée par l'hyménium.

On trouve ce champignon durant toute l'année aux mêmes endroits, réduit à une mince lame racornie pen-

dant les périodes sèches, reprenant facilement sa consistance gélatineuse et son aspect normal pendant les journées humides ; sa coloration est brunâtre. Autant que nous sachions, cette espèce n'a été l'objet d'aucune recherche indiquant sa structure : elle est d'une étude difficile et peu avantageuse, parce que la coloration des élé-

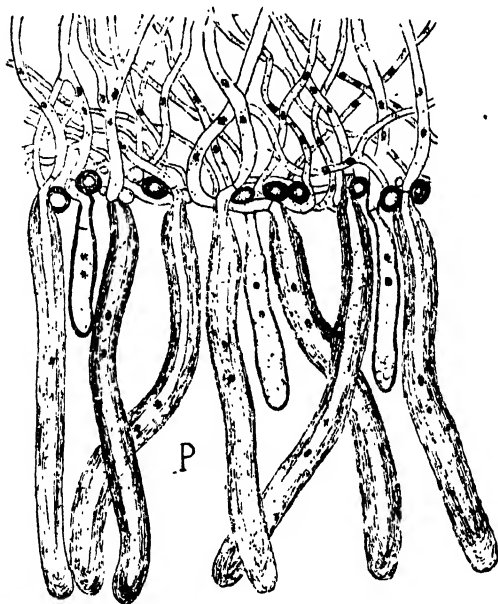


FIG. 4.

ments nucléaires ne s'obtient qu'avec beaucoup de peine.

Le thalle se compose de tubes ramifiés, cloisonnés et de diamètre sensiblement uniforme : entre les cloisons, on aperçoit deux noyaux qui, le plus souvent, sont réduits à de simples taches chromatiques. Ces tubes s'enfoncent dans l'écorce encore vivante du support et les parcourent dans toutes les directions en pénétrant à travers les ponctuations que présentent les cellules (fig. 3, E). Ils ont pour mission d'en retirer la substance nécessaire au champi-

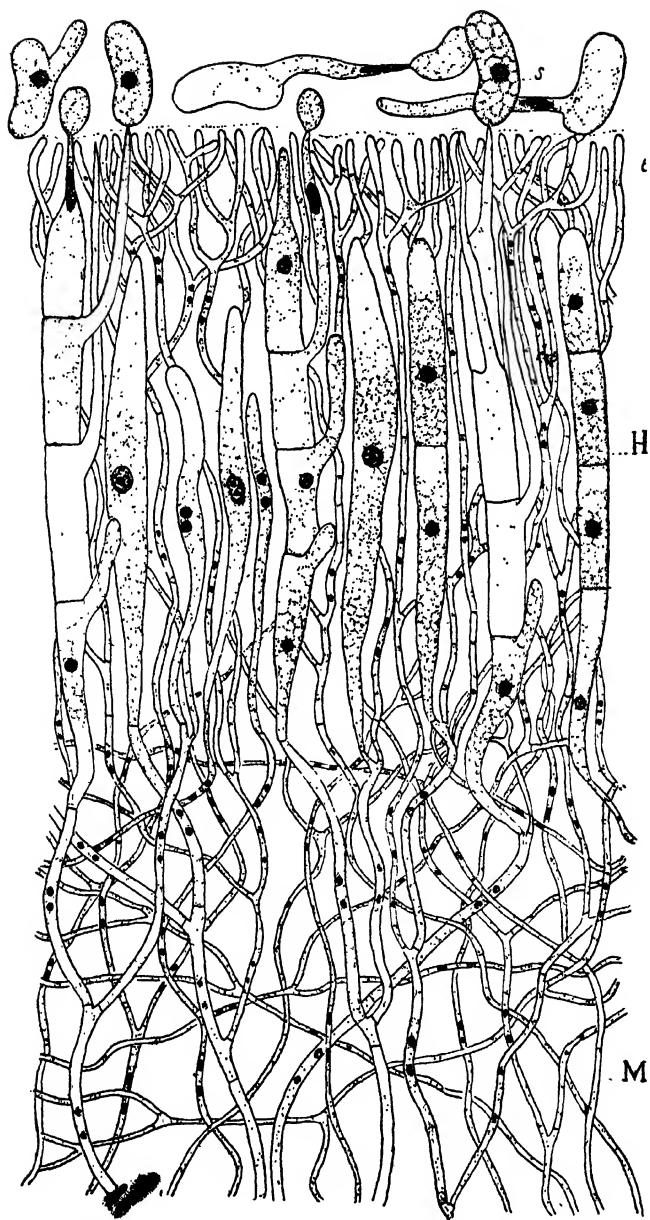


FIG. 5.

gaon. De là, ils se dirigent dans le pied et viennent former au milieu de la substance gélatineuse un réseau à larges mailles. Les plus extérieurs donnent à la face inférieure de nombreux poils simples à paroi épaisse qui donnent au champignon un aspect velouté (fig. 4, P) et, à la face supérieure, ils engendrent en se ramifiant abondamment l'assise sporifère (fig. 5, M).

Les basides sont cylindriques ou claviformes (fig. 5, H); elles sont entremêlées de poils stériles simples ou ramifiés (fig. 5, t).

Chaque baside possède un contenu granuleux et deux noyaux. Il nous est impossible de dire pour le moment si ces noyaux sont d'origine différente, leur petitesse rend cette étude pour ainsi dire impossible; mais au moment de la fécondation, ils se comportent comme chez les Ustilaginées, Urédinées, Basidiomycètes et Ascomycètes.

La fusion des noyaux a lieu de bonne heure, et, si l'on veut assister à leur pénétration, il faut s'adresser à de

jeunes échantillons. A cet effet, les deux noyaux viennent au contact, leurs membranes disparaissent et finalement les deux masses chromatiques se mélangent ainsi que les nucléoles. Après la fécondation, le noyau sexuel augmente rapidement de volume : il devient aussi gros que chez les

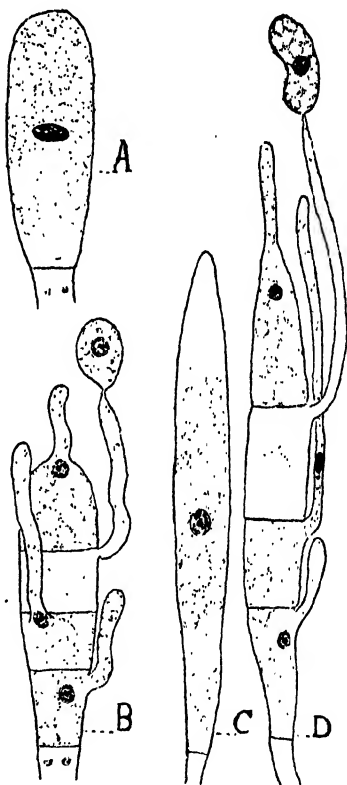


FIG. 6.

Urédinées. Le protoplasme se condense et abandonne la partie supérieure de la baside.

La baside n'est autre chose qu'une téléutospore de *Coleosporium*, c'est-à-dire une probaside. Pour voir l'homologie qui existe entre ces deux organes, il suffit de comparer la téléutospore du *Coleosporium Sunchi* (fig. 6, A). avec la baside de l'oreille de Judas (fig. 6, C). Toutes les deux sont le résultat du même phénomène de fécondation et unicellulaires. Plus tard, au moment de la germination, le noyau sexuel par deux bipartitions successives fournit quatre noyau embryonnaires qui s'isolent à l'aide de trois cloisons transversales. En un mot, il y a formation d'un promycélium interne par un procédé identique à celui des *Coleosporium* (comparez B et D).

Puis chaque cellule fournit un tube qui se dresse verticalement (fig. 5) : le protoplasme s'y engage, entraînant avec lui le noyau qui s'étire, et le nucléole est rejeté en arrière.

Quand le tube est arrivé à la surface, il se renfle en boule pour former une sporidie ; cette sporidie reçoit le protoplasme et le noyau : elle devient peu à peu réniforme (fig. 5). Bientôt elle se détache et germe en un tube qui s'allonge en un filament ou qui produit à son extrémité une sporidie secondaire comme chez les Urédinées.

En résumé, la probaside a exactement la valeur d'une téléutospore de *Coleosporium* : c'est à son intérieur que se forme le promycélium. Les cellules au nombre de quatre sont superposées et chacune d'elles donne naissance à une sporidie. On passe ainsi directement et sans transition aucune des *Coleosporium* à l'oreille de Judas.



# RECHERCHES HISTOLOGIQUES

## SUR LA

# FAMILLE DES URÉDINÉES

PAR M. SAPPIN-TROUFFY

---

## INTRODUCTION

---

Depuis quatre ans nous poursuivons, au laboratoire de botanique de la Faculté des sciences de Poitiers, une série de recherches sur le développement, la structure, la karyokinèse et la fécondation des Urédinées; les premiers résultats de cette étude ont été consignés dans quelques notes préliminaires (1). Aujourd'hui le moment est venu

(1) Dangeard et Sappin-Trouffy : *Recherches histologiques sur les Urédinées*. (Comptes rendus de l'Académie des sciences, 30 janvier 1893.)

Dangeard et Sappin-Trouffy : *Une pseudo-fécondation chez les Urédinées*. (*Ibid.*, février 1893.)

Sappin-Trouffy : *La pseudo-fécondation chez les Urédinées, et les phénomènes qui s'y rattachent*. (*Ibid.*, juin 1893.)

Sappin-Trouffy : *Les suçoirs chez les Urédinées*. (*Le Botaniste*, septembre 1893.)

Dangeard et Sappin-Trouffy : *Réponse à une note de MM. Poirault et Raciborsky sur la karyokinèse chez les Urédinées*. (*Ibid.*, 1<sup>er</sup> août 1895.)

Sappin-Trouffy : *Origine et rôle du noyau dans la formation des spores et dans l'acte de la fécondation chez les Urédinées*. (Comptes rendus de l'Académie des sciences, 19 août 1895.)

Sappin-Trouffy : *Sur la signification de la fécondation chez les Urédinées*. (Comptes rendus de l'Académie des sciences, 40 février 1896.)

de réunir et de fixer ces résultats dans un Mémoire spécial.

Dans la recherche des caractères histologiques de cette famille de champignons qui vivent, comme chacun sait, sur les Phanérogames, nous n'avions d'abord d'autre pensée que de nous familiariser avec l'étude des organismes parasites, afin d'en faire plus tard l'application en médecine. Mais presque immédiatement se posa une question du plus haut intérêt: celle de la reproduction sexuelle dans cette famille; or, on sait que les Urédinées font partie d'un groupe de champignons qui ont été considérés, jusque dans ces dernières années, comme étant absolument dépourvus de toute trace de sexualité. En examinant attentivement certaines de nos préparations, nous fûmes assez heureux de trouver une fusion de noyaux dans les cellules de la téléutospore: il nous a paru alors que cette fusion avait également lieu dans l'écidiospore; mais ne sachant si ce phénomène était général, nous lui avons donné, M. Dangeard et moi, le nom de *pseudo-fécondation*.

A partir de ce moment, notre attention était mise en éveil de ce côté; et, partant de ce fait aujourd'hui bien établi que dans toutes les plantes, où l'on connaît une fécondation, la fusion des noyaux se produit à la fin de la végétation, nous nous sommes demandé s'il n'en serait pas de même chez les Urédinées. Mais pour arriver à un résultat précis, il nous fallait des échantillons en bon état et à tous les stades du développement. A cet effet, les nombreuses excursions botaniques que nous avons suivies chaque année à la Faculté, nous ont permis de nous procurer, peu à peu, la plupart des genres de cette famille. Au bout d'une année, nous avions déjà assez de matériaux pour un travail d'ensemble.

Il nous fut alors possible d'exprimer cette idée que la fécondation se produit uniquement dans les spores ultimes ou téléutospores, et un Mémoire manuscrit, présenté à

l'Académie des sciences sur ce sujet, nous valut un précieux encouragement.

Dans une question aussi complexe, il restait beaucoup à faire, ainsi qu'en témoignent les nombreux résultats obtenus depuis cette époque. Nous avons, en effet, démontré par une étude minutieuse de la karyokinèse, comment les noyaux se différencient pour acquérir les caractères de la sexualité et comment se produit la réduction de la substance chromatique. En somme, nous avons réussi à expliquer histologiquement des faits d'évolution très complexes et sur lesquels on n'a fourni, jusqu'ici, aucune indication précise dans les Cryptogames cellulaires. Nous osons espérer que nos recherches seront de quelque utilité pour mettre sur la voie des phénomènes de même nature qui doivent se produire dans les groupes voisins. De plus, nos résultats concordent, au moins d'une manière générale, avec ceux qui sont connus chez les animaux et les plantes supérieures. Il existe, d'un autre côté, entre la fécondation des Urédinées et celle qui a été signalée par notre savant maître, M. Dangeard, chez les Ustilaginées, les Basidiomycètes et les Ascomycètes, des ressemblances extrêmement frappantes et dont l'importance au point de vue des affinités n'échappera à personne. Ainsi, nous verrons comment, en nous appuyant sur les règles qu'il a formulées (1), nous avons réussi à tirer parti de la réalité de cette fécondation pour rectifier les interprétations classiques de la téleutospore des *Coleosporium*. Déjà, M. Brefeld (2) avait soupçonné sa véritable nature en la considérant comme une probaside ; mais la certitude ne pouvait venir que d'une étude histologique. Cette dernière a établi sans conteste les affinités des Urédinées et des Protobasidiomycètes.

(1) P.-A. Dangeard : *La reproduction sexuelle des champignons*. Le Botaniste, 3<sup>e</sup> série, 15 janvier 1894, 6<sup>e</sup> fascicule, p. 238.)

(2) Brefeld : *Die Brandpilze*, X, *Classif. des Basidiomycètes*.



Notre attention s'est portée également sur les suçoirs. De Bary (1) signale l'existence de ces organes à l'intérieur des cellules hospitalières, mais il ne donne aucun détail sur la manière dont ils se comportent (2). Le premier renseignement sur ce point est dû à M. Rosen (3), qui a vu dans une espèce de *Puccinia* que les suçoirs se portent au voisinage du noyau. Nous avons montré que cette disposition était générale, ce qui nous permet d'étendre nos connaissances sur le mode d'action du parasite. La pathologie végétale ne peut manquer tôt ou tard de tirer parti de ces résultats.

En terminant cette introduction, nous prions M. Dangeard de vouloir bien accepter l'expression de notre reconnaissance pour les nombreuses marques de confiance et de sympathie qu'il nous a prodiguées depuis que nous travaillons dans son laboratoire. C'est lui qui nous a engagé à entreprendre ce travail et qui nous a aidé de ses bienveillants conseils pour le mener à bonne fin.

## HISTORIQUE.

Le point de vue spécial où nous nous sommes placé, nous dispense d'exposer ici tous les travaux publiés sur la famille des Urédinées.

Ce sont les beaux Mémoires de Tulasne (4) et de de Bary (5) qui nous ont fait connaître le mode de vie si parti-

(1) A. de Bary: *Morphologie und Biol. d. Pilze*, p. 21.

(2) Consulter aussi Schenk: *Handb. der Bot.*, vol. IV, p. 653.

(3) Rosen: *Beiträge zur Kenntniss der Pflanzenzellen* (Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen).

(4) L.-R. et C. Tulasne: *Mémoire sur les Ustilaginées comparées aux Urédinées*. (Annales des sciences naturelles, Bot., 3<sup>e</sup> série, t. III, 1847.)

L.-R. Tulasne: *Second Mémoire sur les Urédinées et les Ustilaginées*. (*Ibid.*, 4<sup>e</sup> série, t. II, 1854.)

(5) A. de Bary: *Recherches sur le développement de quelques champignons parasites*. (*Ibid.*, 4<sup>e</sup> série, t. XX, 1863.) *Neue Untersuchungen über Uredineen* (Monatsber. der. Berlin. Académie, 1865).

culier des espèces de ce groupe, leur morphologie, leur développement et aussi leur classification.

On sait que c'est de Bary qui, au moyen d'expériences précises, établit scientifiquement, de 1864 à 1865, que le champignon parasite du blé (*Puccinia graminis*) semé sur l'*Epine-vinette* reproduisait l'*Æcidium Berberidis*; il confirmait ainsi les idées qui, çà et là, s'étaient depuis longtemps fait jour sur le danger des plantations d'*Epine-vinette* au voisinage des champs de blé.

L'année suivante, en 1866, M. Ærsted montre que les *Gymnosporangium* appartiennent au même cycle de développement que les *Ræstelia* (1); la même démonstration est donnée par M. Fuckel (2), en 1869, pour l'*Uromyces junci* et l'*Æcidium zonale*, et depuis les faits d'hétérocisme se multiplient avec les observations de MM. Magnus, Schroëter, Max. Cornu, Plowright, etc.

En même temps le nombre des espèces connues augmente rapidement : comme on les connaît mieux, on arrive à les classer d'une façon plus satisfaisante; il suffit de citer la classification de MM. Winter (3), Schroëter (4), Saccardo (5), Plowright (6), etc.

La famille des Urédinées arrive également à prendre dans les ouvrages classiques la place et l'importance qu'elle mérite (7).

D'un autre côté, on voit se dessiner un mouvement qui

(1) Ærsted : *Podisoma und Ræstelia*. R. Danske vidensk. Selskab. Skrifter, 5<sup>th</sup> série. Vol. VII, 1863, in Bulletin de l'Académie Roy. des sciences de Copenhague, 1866-67.

(2) Fuckel : *L. Symbolæ Mycologicæ*, 1869-75.

(3) Winter : *Rabenhorst's Kryptogamen Flora*, 1884.

(4) Schroëter : *Kryptogamen Flora von Schlesien*, 1887.

(5) Saccardo : *Sylloge Fungorum*, vol. VII, 1888.

(6) Plowright : *A Monograph of the British Uredineæ and Ustilagineæ*, 1889.

(7) Van Tieghem : *Traité général de Botanique*, 2<sup>e</sup> édition.

tend à incorporer les Urédinées et les Ustilaginées dans le grand groupe des Basidiomycètes (1).

Après ce court exposé, nous devons insister davantage sur les travaux qui ont trait à l'histologie de cette famille.

Nous en connaissons plusieurs. Le premier en date, celui de M. Schmitz, indique la présence de noyaux dans le système végétatif et la spore ; les cellules du mycelium du *Coleosporium Campanulæ* renferment normalement deux noyaux rapprochés l'un de l'autre et les urédospores de la même espèce renferment deux noyaux analogues à ceux des grains de pollen. M. Schmitz assure également que le globule central des téléospores, dans le *Puccinia Malvacearum*, est bien un noyau (2).

Les recherches de M. Rosen sont plus complètes (3).

D'après cet auteur, les filaments mycéliens de l'*Uromyces Pisi* renferment de petits noyaux qui ne laissent voir aucun détail à l'état de repos ; mais au moment de la division, on y distingue une membrane à double contour, un petit nucléole et des filaments chromatiques.

Dans la spermogonie, chaque baside renferme un noyau qui se divise ; l'une des moitiés se rend au sommet pour passer dans la spermatie ; d'après M. Rosen, ce noyau de la spermatie serait lui-même en état de division.

La formation des écidiospores a lieu de la même manière ; le noyau de la baside se divise et l'un des noyaux se porte au sommet en subissant une nouvelle bipartition ; ce sommet avec ses deux noyaux s'isole par une cloison pour former la spore.

(1) Van Tieghem : *Sur la classification des Basidiomycètes*. (Journal de Botanique, n° 5, 1893.)

Vuillemin : *Remarque sur les affinités des Basidiomycètes*. (Journal de Botanique, n° 9, 1<sup>er</sup> mai 1893.)

(2) Schmitz : *Untersuchungen über die structur der protoplasma's und der Zellkerne der Pflanzenzellen*. (Niederrhein Gesellschaft für Natur und Heilkunde in Bonn., 4 août 1879 et 1880.)

(3) Rosen : *Loc. cit.*

M. Rosen confirme la présence de deux noyaux signalés par M. Schmitz dans les urédospores; il constate la grande difficulté que présente l'étude de la téléutospore; il a réussi cependant à voir deux noyaux dans chaque cellule de la téléutospore. Ces deux noyaux sont très rapprochés l'un de l'autre et peut-être se fusionnent-ils finalement (1).

On voit que nous avons un vaste champ de recherches ouvert devant nous; les observations les plus complètes, celles de M. Rosen, ne s'étant portées, en effet, que sur deux espèces : *Uromyces pisi* et *Puccinia asarina*.

Sans avoir connaissance du travail de M. Rosen, nous avons publié, peu de temps après lui, des résultats s'étendant à de nombreux genres et espèces; nous avons établi qu'une fusion de deux noyaux se produit normalement dans les cellules de la téléutospore, ce qui représente une véritable fécondation, comme nous le verrons dans la suite de ce travail.

Dans ce qui précède, nous avons vu que cette fusion n'a pas été établie par M. Rosen.

Au début de ces études, nous pensions même que la fusion des noyaux se produisait également dans les écidiospores. M. Vuillemin, s'emparant de cette idée et ayant cru également voir cette fusion, a ébauché toute une théorie de la sexualité qui aurait eu son siège dans l'écide (2), tandis qu'en réalité les noyaux ne se fusionnent que dans la téléutospore.

Enfin, dans une note à l'Académie, MM. Poirault et Raciborsky, trompés par les apparences, étaient amenés à considérer les deux noyaux voisins comme des chromo-

(1) Rosen : *Die beiden kerneliegen dauernd nahe beisammen. Die Kernejeder Sporenzelle rücken später dicht aneinander vielleicht verschmelzen sie sogar schliesslich.* (Loc. cit., p. 258.)

(2) Vuillemin : *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 1<sup>er</sup> semestre, 1892.

somes distincts ; il en résulte une interprétation inexacte du mode de division (1).

Quelques jours après la publication d'une note où nous rectifions cette manière de voir (2), MM. Poirault et Raciborsky reconnaissent leur erreur.

Quelque temps après, dans un travail que ces auteurs ont eu l'obligeance de nous envoyer, ils ont fourni quelques détails relatifs à la division des noyaux chez les Urédinées (3). Pour ces auteurs, les noyaux sont des demi-noyaux et ils se présentent avec cette structure pendant toute la vie de la plante.

Dans la téléutospore uniquement, ces demi-noyaux en se fusionnant donneraient naissance à un noyau de structure normale à deux chromosomes. « On pourrait parfaitement, disent-ils, considérer la fusion des noyaux de la téléutospore comme le phénomène normal caractéristique de la fin de l'anaphase (fusion des segments secondaires) qui, au lieu de se produire immédiatement, n'apparaît qu'après un certain temps durant lequel les noyaux chromosomes sont passés à l'état de repos. Et alors, si cette fusion est une fécondation, il n'y a pas de raison pour ne pas attribuer le même qualificatif au fait de la réunion des segments chromatiques dans les noyaux du *Lilium Martagon* au moment de l'anaphase — 2 chromosomes ou 24, le nombre ne change rien à l'affaire — et le phénomène de la karyokinèse est essentiellement un phénomène sexuel, et le mot de sexualité n'a plus de sens précis. » Nous ne discuterons pas ici le bien fondé de ces observations : notre travail y fournit une réponse décisive.

(1) Poirault et Raciborsky : Comptes rendus de l'Académie des sciences, 45 juillet 1895.

(2) Dangeard et Sappin-Trouffy : Réponse à une note de MM. Poirault et Raciborsky. (Le Botaniste, 4<sup>e</sup> série, 1<sup>er</sup> août 1895.)

(3) Poirault et Raciborsky : Sur les Urédinées. (Journal de Botanique, septembre 1895.)

Nous pourrions encore citer un assez grand nombre de travaux récents qui ont eu pour objet l'étude des *Urédinées*, mais aucun ne s'est placé au point de vue qui nous occupe et, par suite, il devient inutile d'en donner une analyse.

Tout au plus, devons-nous signaler un travail de M. R. Neumann, dans lequel cet auteur a montré, ce qui n'était pas douteux, que le développement de l'écide et de la spermogonie n'est précédé d'aucun acte fécondateur (1).

Les idées émises par M. Massee (2) ne reposent donc sur aucun fondement.

Notre maître, M. Dangeard, a pu établir les caractères permettant de reconnaître une véritable fécondation (3).

« Prenons, dit-il, un œuf de *Chlamydomonas*, par exemple, nous voyons que le noyau de l'oospore ne donne pas directement celui de la nouvelle plante ; il subit un nombre de bipartitions déterminé qui, ici, donne naissance à quatre nouveaux noyaux, qui sont ceux des nouvelles zoospores ; dans un *Volvox*, le noyau fournira un nombre plus grand de bipartitions pour la nouvelle colonie : dans les *Closterium* et les *Cosmarium*, le nombre des bipartitions est également déterminé ; et, si nous appelons du nom général d'embryon, la nouvelle plante provenant de la germination de l'œuf, nous constatons que, pour arriver à ce stade, le noyau de l'œuf subit toujours un nombre déterminé de divisions. »

« Revenons maintenant aux Urédinées : l'écidiospore germe immédiatement en un nouveau tube végétatif ; ce ne sont pas là les caractères d'un œuf. Mais si nous con-

(1) R. Neumann : *Über die Entwicklungsgeschichte der Æcidien und Spermogonien der Uredineen*. (Hedwigia, 1894, Heft. 6.)

(2) Massee : *On the presence of sexual organs in Æcidium* (Ann. of Botany, 88-89, v. II, 47-51).

(3) P.-A. Dangeard : *La reproduction sexuelle des champignons*. (Le botaniste, 3<sup>e</sup> série, 6<sup>e</sup> fasc. 1894, p. 235-36.)

sidérons la téléutospore, il n'en est plus de même ; en effet, ici chaque cellule de la téléutospore, s'il en existe plusieurs, se comporte comme une véritable oospore : son noyau va subir dans le promycelium un nombre déterminé de divisions ; il y aura ainsi quatre nouveaux noyaux dont chacun passera dans une sporidie, point de départ d'une nouvelle plante ; la sporidie, c'est l'embryon et, ce qui est remarquable, c'est que la pluralité des noyaux va s'y montrer immédiatement, comme elle existe dans tout le système végétatif. Ajoutons que chaque oospore a sa membrane distincte du filament, de sorte que celui-ci, en réalité, est un véritable oogone. »

Nous allons maintenant commencer, dans la première partie de ce Mémoire, la description des genres et des espèces que nous avons étudiés : ils sont nombreux. Leur étude a nécessité beaucoup de travail ; ce n'était qu'à ce prix cependant que nous pouvions donner à nos conclusions, dans la seconde partie, le caractère de généralité qu'elles présentent.

---

## PREMIÈRE PARTIE

---

Cette première partie comprend autant de chapitres qu'il y a de genres étudiés ; ces genres sont : *Uromyces*, *Puccinia*, *Gymnosporangium*, *Triphragmium*, *Phragmidium*, *Melampsora*, *Thecopsora*, *Cronartium*, *Endophyllum* et *Coleosporium*. Nous avons pu, en général, nous procurer dans chacun de ces groupes plusieurs espèces.

---

### CHAPITRE I<sup>er</sup>.

#### GENRE UROMYCES LINK.

Les *Uromyces* comprennent toutes les espèces dans lesquelles les téléutospores sont unicellulaires et pédicellées.

Nos observations ont porté sur les *Ur. Erythronii*, *Ur. Betæ*, *Ur. Striatus*, *Ur. Rumicis*, *Ur. Ficariæ* et *Ur. Geranii*.

#### *Uromyces Erythronii* D. C.

L'*Uromyces Erythronii* apparaît, au mois d'avril, sur les tiges et les feuilles de *Fritillaria Meleagris*.

Dans cette espèce, nous avons étudié la spermogonie et l'écide.



Le thalle est formé de tubes ramifiés qui parcourent les espaces intercellulaires et qui communiquent çà et là avec les cellules de la plante hôte à l'aide de suçoirs. Ces tubes sont cloisonnés de distance en distance (fig. 1); ils ont une membrane mince, cylindrique qui reste incolore sous l'influence de l'hématoxyline; leur diamètre est sensiblement uniforme. Entre les cloisons, on n'aperçoit, en général, qu'un seul noyau, entouré d'un protoplasme qui est d'autant plus dense qu'on s'approche davantage des extrémités (fig. 1, a, b, c, d, e, f). Le noyau se présente sous différents aspects.

Dans les cellules à l'état de repos, il est sphérique ou elliptique (fig. 1, i, k, l, m). On y distingue, à la périphérie, une mince membrane achromatique; au centre, un petit nucléole; entre la membrane et le nucléole, existe un hyaloplasme contenant de nombreux replis chromatiques.

Au niveau des bifurcations, ou d'un étranglement, il s'étire en forme de biscuit ou d'haltère (fig. 1, h, g). Ces déformations sont identiques à celles qu'on a signalées dans le noyau des Arthropodes (1). Les extrémités polaires sont granuleuses; la partie médiane, étirée, se montre finement striée.

Dans les cellules âgées, le contour devient irrégulier, la substance chromatique se sépare quelquefois en deux petites masses réunies entre elles par de fins trabécules; le nucléole se montre sur le côté (fig. 1, n, o); enfin le tout disparaît en même temps que le protoplasme.

A l'extrémité des tubes, le noyau est souvent en voie de division. Cette division s'annonce par la disparition de la membrane nucléaire et par la contraction de la substance chromatique qui, de granuleuse, devient compacte et se colore fortement par l'hématoxyline. La sensibilité aux

(1) Van Bambeke: *Archives de Biologie*, 1887, p. 357, pl. XI, fig. 8, 16, et pl. XII, fig. 30, 24.

réactifs colorants persiste jusqu'à la fin de la karyokinèse.

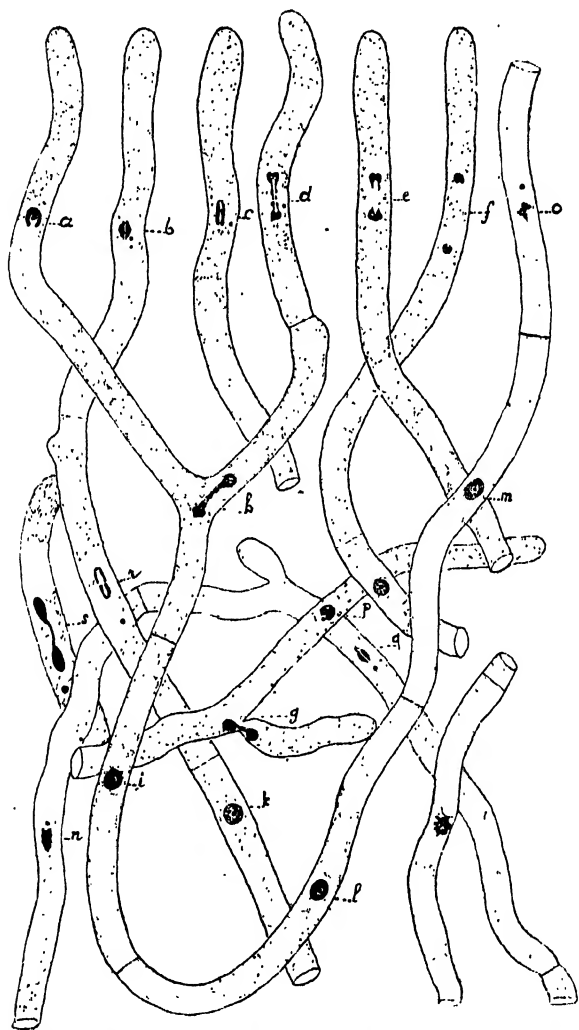


FIG. 1. — Filaments végétatifs isolés de l'*Uromyces Erythronii* (grossissement 900).  
Réduction 1/5.

Il est donc facile de reconnaître dans une préparation ceux des noyaux qui sont en voie de division.

En même temps que la substance chromatique se contracte, elle se dispose en forme d'arc autour du nucléole (fig. 1, a, p); puis l'arc se redresse et abandonne le nucléole sur le côté. A ce moment apparaît, au centre du noyau, une ligne de substance transparente qui partage la masse chromatique en deux chromosomes qui s'allongent peu à peu suivant le grand axe de la cellule (fig. 1, b). L'étirement continuant, chaque chromosome se renfle en massue à ses deux extrémités et s'amincit au milieu (fig. 1, c, d). Bientôt la scission suivant l'équateur est complète (fig. 1, e). Les deux moitiés ou chromosomes secondaires se portent, en sens opposé, vers les pôles et s'unissent latéralement avec les moitiés du chromosome correspondant. Pendant ce temps, la substance achromatique, qui a servi d'axe à la division, s'est beaucoup allongée; sa partie moyenne s'est détruite; les noyaux-filles se sont écartés et sont devenus indépendants (fig. 1, f). Ces derniers sont comme au début de la division en forme d'arc; leur substance est compacte. Plus tard, la substance chromatique s'organise en une masse granuleuse dans laquelle un nucléole apparaît et une membrane se montre à la périphérie. Enfin, le nucléole, précédemment expulsé du noyau, cesse d'être visible et disparaît dans le protoplasme.

Nous sommes ici en présence d'une véritable division indirecte normale d'un noyau à deux chromosomes; car les noyaux-filles contiennent chacun une moitié des deux chromosomes primitifs. On ne connaît actuellement chez les végétaux aucun cas comparable à celui-ci; dans tous les exemples où la division indirecte a été bien observée, le nombre des chromosomes est beaucoup plus élevé. Quelques auteurs ont, il est vrai, décrit récemment des noyaux à un seul chromosome (Hartog, Humphrey) (1);

(1) Consulter Marcus Hartog : *Recherches sur la structure des Sapro-*

mais la chose n'est rien moins que certaine : il faut se reporter aux observations fournies par l'*Ascaris megaloccephala univalens* (1) pour trouver l'équivalent de la division indirecte, telle que nous venons de la décrire.

Cette division est suivie de la formation d'une cloison séparant les deux noyaux-filles. Il en résulte que les cellules intercalaires n'ont qu'un seul noyau qui peut se diviser plus tard pour former les ramifications (fig. 1, q, r). Nous voilà donc revenu à notre point de départ, c'est-à-dire à une cellule contenant un noyau à l'état de repos.

Il n'est pas rare d'observer des divisions indirectes dans lesquelles le noyau, au lieu de former deux chromosomes, ne présente qu'une seule masse chromatique qui s'étire comme le ferait un seul chromosome (fig. 1, s). Dans ce cas, les deux chromosomes restent unis pendant toute la division. On conçoit qu'il doit en être ainsi, car la masse chromatique est deux fois plus grosse que s'il s'agissait d'un seul de ces corps. Indépendamment de cette particularité, ce mode de division nous conduit au même résultat que celui que nous venons d'indiquer.

Les suçoirs représentent autant de rameaux qui pénètrent à l'intérieur des cellules de la plante hôte (fig. 2, s). Ces organes sont simples ou ramifiés et en nombre variable par cellule ; ils sont portés par un pédicule creux et étroit qui les met en communication avec la cavité des tubes ; leur membrane est mince comme celle des tubes et limite un protoplasme granuleux ou vacuolaire, au milieu duquel on n'aperçoit, en général, qu'un

légénies (Comptes rendus de l'Académie des sciences, t. CVIII, 1889, p. 687); Marcus Hartog : *Some problems of reproduction* (Quarterly journal of microsc. science, v. XXXIII, p. 1-79, 1892); J.-E. Humphrey : *The Saprolegniaceae of the united states*, nov. 18, 1892.

(1) O. Hertwig : *Vergleiche der Ei und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für cellulaire Streitfragen.* (Arch. f. mikr. Anat., 1890.)

seul noyau. On les trouve souvent au voisinage du noyau de la cellule hôtalière ; ce noyau, par suite de leur contact, peut éprouver certaines déformations. Le parasite arrive ainsi à détourner très avantageusement, à son profit, les produits qu'élaborent les cellules ; toutefois son action ne s'étend pas au loin, car les filaments restent

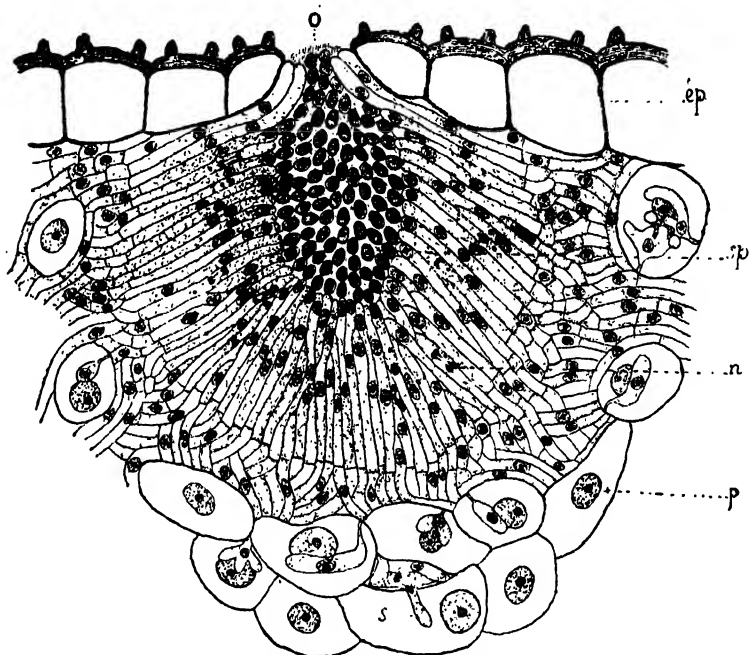


FIG. 2. — Spermatogonie de l'*Uromyces Erythronii* (grossissement 500).

d'ordinaire localisés autour des points où se forment les appareils de fructification.

Jusqu'ici, les suçoirs étaient passés presque inaperçus ; or, nous verrons dans la suite de ce travail qu'ils existent dans toutes les espèces qui ont été examinées, aussi nets et aussi bien développés que chez les Péronosporées.

La spermatogonie se développe au-dessous de l'épiderme dans les parties parenchymateuses de la plante. A l'en-

droit où elle doit s'établir, les filaments se ramifient et s'entre-croisent un certain nombre de fois, en formant un feutrage hémisphérique qui dissocie les cellules de l'épiderme et du parenchyme (fig. 2, ép, p); de ce feutrage se dressent ensuite, vers le centre, une forêt de tubes droits et parallèles qui présentent à leur base une cloison transversale. Dans ces tubes il existe un protoplasme granuleux ou vacuolaire, dans lequel on trouve un noyau qui a la même structure et la même taille que ceux du mycelium (fig. 2, n) : c'est à l'extrémité de ces tubes que se forment une à une les spermaties.

Voyons maintenant, à un fort grossissement, comment naissent les spermaties (fig. 3). La papille qui va s'isoler et constituer la spermatie, s'établit au sommet du tube; elle est ovale. Son protoplasme est transparent. Elle est reliée au tube par un petit étranglement (fig. 3, a).

A ce moment, le noyau se déplace et se porte vers la papille; en même temps, il entre en voie de division. Cette division se fait suivant le mode indirect; le nucléole est abandonné sur le côté et ne tarde pas à disparaître; les deux chromosomes sont petits, parallèles ou en forme d'X. La division se produit dans le plan perpendiculaire au grand axe, de sorte que le noyau-fille supérieur se trouve en face de l'étranglement; les deux chromosomes secondaires s'y engagent, et, quand ils sont arrivés dans la spermatie, ils se fusionnent en un seul noyau qui, peu après, reprend sa structure normale (fig. 3, b). Pendant ce temps, l'étranglement se resserre et la spermatie n'est plus rattachée que par un mince pédicule qui finit par se rompre. Dans l'étranglement, il est quelquefois possible de voir de fins trabécules qui réunissent entre eux les chromosomes secondaires (fig. 3, c); mais leur rupture a lieu peu de temps

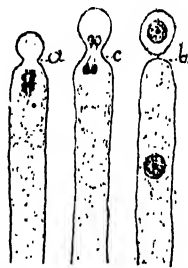


FIG. 3. — Tubes sporifères isolés de l'*Uromyces Erythronii* (grossissement 900).

après. D'après ce qui précède, on voit qu'il n'entre dans la spermatie qu'un seul noyau.

Le noyau-fille inférieur revient à l'état de repos ; lorsqu'une seconde papille se formera au-dessous de la première, il subira une nouvelle bipartition. Il se forme de la manière qui vient d'être indiquée un certain nombre de spermaties, mais chacune d'elles n'emporte qu'un seul noyau qui peut se diviser plus tard.

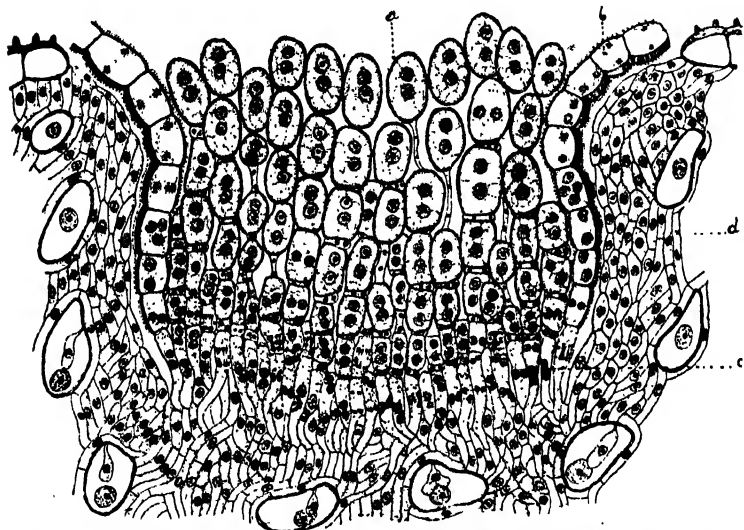


FIG. 4. — Eciide de l'*Uromyces Erythronii* (grossissement 450). Réd. 1/3.

Les mêmes phénomènes se répètent pour tous les tubes, si bien qu'au bout de peu de temps la cavité de la spermogonie est complètement remplie de spermaties (fig. 2, sp), qui s'échappent plus tard par l'ouverture du sommet (fig. 2, o). Elles sont sphériques ou elliptiques et réunies entre elles par une matière de nature mucilagineuse ; leur membrane mince et incolore limite un hyaloplasme au centre duquel se trouve un noyau nucléolé.

L'ouverture de la spermogonie est garnie de poils stériles qui ne dépassent pas l'épiderme.

L'écide a la forme d'une corbeille (fig. 4); elle comprend deux parties: une partie centrale sporifère (fig. 4, a), une partie périphérique stérile qui enveloppe les spores (fig. 4, b): elle est désignée sous le nom de pseudo-peridium. A la base, on distingue de nombreux tubes qui se dressent en touffe serrée contre les cellules du mésophylle (fig. 4, c). Ces tubes contiennent deux noyaux à réseau chromatique lâche, entourés d'un protoplasme dense; ils sont légèrement renflés au sommet; c'est à l'extrémité de ces tubes ou filaments sporifères que se forment, suivant le procédé que nous allons indiquer, au centre les écidiospores, à la périphérie les cellules du pseudo-peridium.

Considérons, par exemple, le filament sporifère isolément et voyons à un fort grossissement comment se forment les écidiospores à son extrémité. A cet effet, les noyaux qui, jusqu'ici, occupaient une position quelconque, se placent côte à côte dans le même plan horizontal et se divisent perpendiculairement à l'axe du filament (fig. 5, p). Le processus de leur division est le même que dans les cellules du thalle ou les spermogonies; mais à ce stade du développement, au lieu d'un seul noyau, on en a deux qui se divisent parallèlement.

Les nucléoles expulsés du noyau restent au voisinage des figures karyokinétiques; ils sont gros et vacuolaires. Les quatre noyaux-filles qui résultent de cette double division sont d'abord petits (fig. 5, l); mais ils augmentent rapidement de volume en passant à l'état de repos. Les deux supérieurs se portent au sommet légèrement renflé du filament et s'isolent à l'aide d'une cloison transversale pour former une cellule à deux noyaux ou cellule-mère de l'écidiospore (fig. 5, b), les deux autres restent dans le filament (fig. 5, a). Ces derniers se divisent une seconde fois pour former, comme précédemment, une deuxième cellule-mère qui refoule la première; puis il s'en produira une troisième, et ainsi de suite. La cellule-mère (fig. 5, c, m) divise à son



tour ses noyaux chacun en deux autres qu'une cloison oblique ou transversale isole : les deux inférieurs dans une petite cellule (fig. 5, d, n), les deux supérieurs dans

une grande cellule (fig. 5, e, o).

Les mêmes phénomènes se produisent dans les autres filaments. Il s'établit ainsi à l'extrémité de chacun d'eux un chapelet de cellules qui sont alternativement petites et grandes et qui restent ordinairement superposées les unes au-dessus des autres durant quelque temps.

La petite cellule (fig. 5, d, f, g, n) correspond à la cellule intercalaire des auteurs ; ses noyaux deviennent très petits et finissent bientôt par disparaître avec le protoplasme. Elle s'aplatit ou s'allonge et constitue, comme nous le verrons plus loin, un organe ayant la même origine que le pédicelle de l'urédospore ou de certaines téléutospores.

La grande cellule, au contraire, grossit; elle devient l'écidiospore; les noyaux augmentent de volume et se placent côte à côte au centre de l'écidiospore.

Les nucléoles sont gros et vacuolaires : ils se montrent quelquefois sur le côté (fig. 5, o). Le protoplasme se dispose en un réseau dont les mailles sont remplies de globules oléagineux.

Les jeunes écidiospores restent réunies en chapelet à

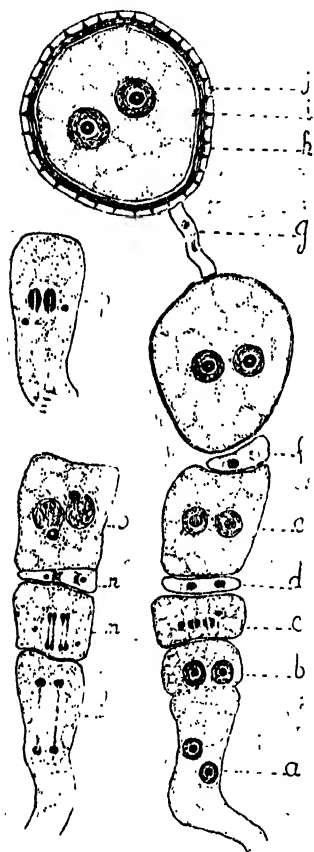


FIG. 5. — Filaments sporifères isolés de l'*Uromyces Erythronii* (x1500).

l'extrémité de chaque filament ; mais arrivées à maturité, elles deviennent libres à l'intérieur de l'écide par gélification des cellules intercalaires. L'écidiospore montre, à ce moment, une membrane externe (fig. 5, h) qui se colore en bleu sous l'influence d'un mélange d'acide phénique et d'hématoxyline de Grenacher, excepté aux points correspondants aux pores. Cette membrane se couvre de fines épines qui restent comprises dans la membrane primitive incolore qui s'est dilatée pour suivre le développement de l'écidiospore (fig. 5, j). A l'intérieur, le protoplasme reste entouré d'une membrane très mince (fig. 5, i) que l'on désigne sous le nom d'endospore, par opposition à celui d'exospore que porte la membrane cutinisée.

Le nombre des pores, si les écidiospores n'ont pas germé, est souvent difficile à préciser ; on peut toutefois les mettre directement en évidence, sans avoir recours à la germination, en traitant les écidiospores par un mélange d'eau anilinée et de fuschine d'Altman ; après coloration intense, on les écrase entre deux lames de verre et on les examine ensuite dans la glycérine. A l'aide de ce procédé, nous avons compté douze pores germinatifs disposés irrégulièrement autour de l'écidiospore.

Les cellules du pseudo-peridium (fig. 4, b) se développent comme les cellules-mères des écidiospores de bas en haut. Le filament basilaire fournit à chacune de ces cellules deux noyaux qui, généralement, restent indivis ; cependant il arrive parfois que la division se continue sur l'un ou même sur les deux à la fois, ce qui donne naissance à des cellules contenant 3 ou 4 noyaux ; mais il n'y a pas division de la cellule comme lors de la formation des écidiospores. La cellule-mère donne directement ici les cellules du pseudo-peridium, lesquelles en s'unissant entre elles latéralement constituent une enveloppe continue autour des écidiospores. La paroi externe de ces cellules s'épaissit fortement, elle est traversée par de nombreux pores

très fins ; la paroi interne, au contraire, reste mince et ne présente que de très petites aspérités. Autour de chacune de ces cellules, on trouve encore les restes de la membrane primitive qui est alors très mince et qui reste incolore sous l'influence de l'hématoxyline. Les noyaux perdent peu à peu leur chromatine sans se fusionner et se réduisent à un globule à contour indécis, contre la paroi, au milieu de quelques granulations protoplasmiques.

Le corps tout entier de l'écide en se développant refoule l'épiderme de la plante au dehors et l'oblige à se déchirer. A ce moment, la paroi externe des cellules du pseudo-peridium se contracte, une large déchirure se produit au sommet. Les écidiospores devenues libres prennent une forme sphérique ou elliptique.

De chaque côté du corps de l'écide (fig. 4, d), il existe de nombreux filaments stériles qui viennent en aide pour la dissociation des tissus.

Les écidiospores semées à la surface de l'eau germent au bout de quelques heures : on voit sortir par l'un des pores un filament dans lequel le protoplasme passe entièrement, entraînant avec lui les deux noyaux de la spore (fig. 6). Ces derniers s'engagent l'un après l'autre dans le pore germinatif ; dans ce passage, ils s'étirent comme le ferait une masse visqueuse, le nucléole étant placé en arrière (fig. 6, A). Il arrive aussi que la substance nucléaire se déroule en un cordon variqueux qui reste à cet état jusqu'au moment de la division (fig. 6, B). On constate assez facilement au milieu de ce cordon, devenu libre, un étranglement. Il est probable, dans ces conditions, qu'il se coupe en deux tronçons ou chromosomes. M. Van Bambeke (1) décrit et figure de semblables noyaux déroulés chez les Insectes. Il les rapporte à des déformations. Ici cet aspect

(1) Van Bambeke : *loc. cit.*, p. 355-57, pl. XIII, fig. 31.

précède la division. Le plus souvent, après s'être étirés, les noyaux reviennent à leur forme primitive, et comme

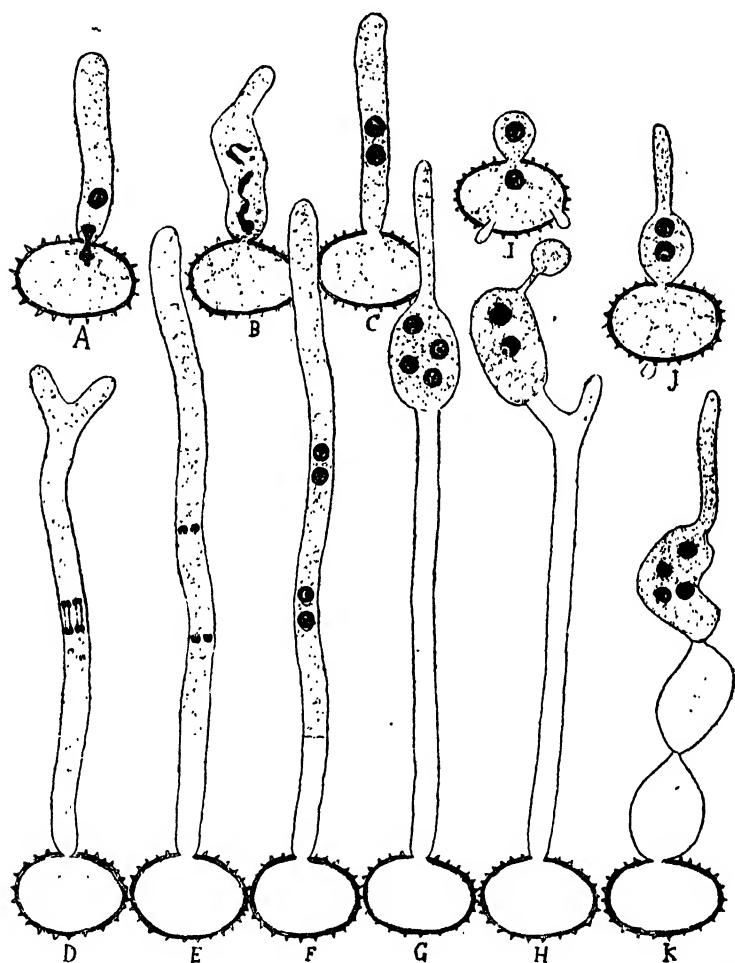


FIG. 6. — Germinations : écidiospores de l'*Uromyces Erythronii* (grossissement 700).

leur diamètre est presque aussi grand que celui du tube, ils sont superposés (fig. 6, C) ; mais au moment d'accomplir leur division, ils se contractent et prennent place au

même niveau (fig. 6, D). La division s'effectue en présentant les mêmes caractères que dans l'écide. Les noyaux-filles forment deux couples qui s'écartent progressivement de l'équateur (fig. 6, E); ils prennent bientôt les caractères des noyaux à l'état de repos et se superposent comme précédemment (fig. 6, F).

Il est probable qu'un peu plus tard, il se formera au milieu une cloison isolant les deux couples; cependant elle a échappé à notre observation.

Nous voyons donc que les noyaux du mycelium, dérivant de l'écide, sont d'origine différente et qu'ils appartiennent à deux séries parallèles. Ce sont ces noyaux ainsi différenciés qui, après un certain nombre de générations, vont fournir ceux de la téléutospore. Dans cette espèce, on ne connaît pas la forme urédospore.

Le protoplasme du filament, de granuleux qu'il était au début de la germination, devient en peu de temps vacuaire et chemine en laissant derrière lui des cloisons (fig. 6, F). Quelquefois le filament se ramifie (fig. 6, D) ou se renfle à son extrémité en une petite vésicule qui reçoit le protoplasme et les noyaux (fig. 6, G, A). Cette vésicule est de forme variable; elle émet à son tour un mince filament ou une seconde vésicule. Elle renferme d'ordinaire deux ou quatre noyaux, plongés dans un protoplasme granuleux. D'autres fois, la vésicule s'établit au contact même de l'écidiospore sur le filament qui reçoit les noyaux (fig. 6, I, J); car, indépendamment de celui-ci, il s'en développe quelquefois deux ou trois sur d'autres points, mais qui restent rudimentaires. Dans ce dernier cas, il peut se former plusieurs vésicules à la suite les unes des autres placées dans des plans différents, ce qui rend difficile l'étude de la germination (fig. 6, K). Les filaments germinatifs, quels qu'ils soient, donnent d'abord naissance à un mycelium qui se recouvre plus tard de téléutospores.

En résumé, nous venons d'établir, dans cette espèce, la

manière dont se comporte le noyau dans la spermogonie et l'écide; il sera intéressant de le suivre dans l'urédospore et la téléutospore. Les espèces qui vont suivre nous permettront de compléter cette étude.

*Uromyces Betæ* Pers.

L'*Uromyces Betæ* vit sur les feuilles de la *Betterave*; il se prête bien à l'étude de l'urédospore.

Le mycelium qui produit cette fructification a déjà été décrit dans une note que nous avons publiée, il y a deux ans, dans le *Botaniste* (1); nous ne ferons donc que rappeler ici, en les complétant, les principaux détails de sa structure.

Il est formé d'articles qui renferment deux noyaux sphériques ou elliptiques; ces noyaux sont tantôt groupés par deux, tantôt séparés; dans les granulations chromatiques, on distingue un petit nucléole (fig. 7).

La division des noyaux, dans les articles terminaux, s'effectue en même temps, et les différents stades des figures karyokinétiques sont les mêmes que chez l'*Uromyces Erythronii*. Plus tard, entre les deux paires de noyaux-filles, il se forme une cloison. Le résultat de cette division est donc la formation d'articles intercalaires à deux noyaux. Après la division, les noyaux sont plus petits, mais ils ne tardent pas à atteindre leur grosseur normale, en même temps que dans chaque masse chromatique, qui est alors devenue granuleuse, il apparaît un nucléole.

Les suçoirs sont simples ou ramifiés, ils peuvent être aussi enroulés en tire-bouchon. Dans quelques cas, leur membrane est sensiblement plus épaisse que celle des tubes intercellulaires et limite un protoplasme vacuolaire dans lequel on trouve deux noyaux. Comme les suçoirs de

(1) Sappin-Trouffy : *Les suçoirs chez les Urédinées* (loc. cit.).

l'*Uromyces Erythronii*, ils se mettent en contact avec les noyaux des cellules hospitalières, les étreignent souvent solidement (fig. 7, s) et les déforment.

Les sores occupent les deux faces de la feuille ; ils s'établissent entre le parenchyme et l'épiderme sur un massif

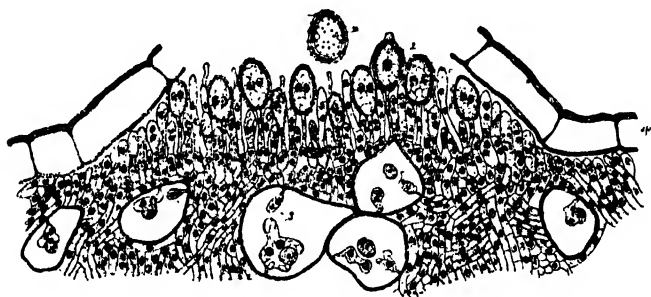


FIG. 7. — Sore de l'*Uromyces Betæ* (grossissement 450). {Réduction 1/2.

de jeunes cellules qui se colorent fortement sous l'influence des réactifs : c'est de l'assise supérieure de ce massif que se dressent les différents tubes qui vont donner naissance aux urédospores. Cette assise est formée de cellules à diamètre un peu élargi contenant deux noyaux.

Pour obtenir la série complète des états de développement de l'urédospore, il faut examiner les taches dans lesquelles l'épiderme vient d'être rompu ; on trouve alors sur les coupes transversales de feuille des urédospores mûres et des urédospores en voie de formation ; en les comparant entre elles, on a tous les stades du développement.

Le début de l'urédospore est un tube étroit et granuleux qui s'établit à la surface d'une des cellules de l'assise supérieure (fig. 8, a). Au moment de la formation du tube, les noyaux de la cellule génératrice se divisent simultanément, comme dans le mycelium, chacun en deux autres ; les deux supérieurs s'engagent dans la papille qu'une cloison transversale isole, les deux inférieurs

restent dans la cellule génératrice (fig. 8, b). Pendant cette double division de noyaux, les chromosomes restent très rapprochés, mais il nous a été facile de voir néanmoins que chaque noyau-fille résultait de l'union de deux chromosomes secondaires. La figure ci-dessous est démonstrative. Les deux noyaux du tube subissent une dernière bipartition accompagnée de la formation d'une cloison délimitant le pédicelle de la spore (fig. 8, c, d) : spore et

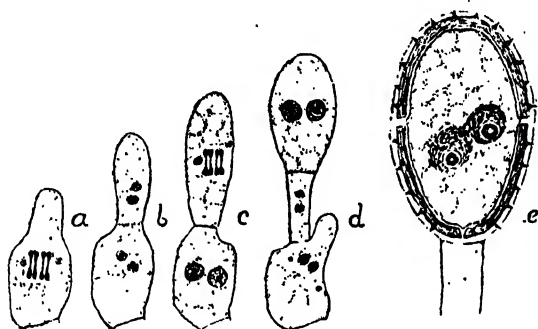


FIG. 8. — Divers stades de formation de l'urédospore de l'*Uromyces Beta* (grossissement 1200).

pédicelle ont donc chacun deux noyaux. Les noyaux de la cellule génératrice se divisent à leur tour; il se forme, comme précédemment, une seconde spore à côté de la première; il peut même s'en former une troisième, etc. Les mêmes phénomènes se répètent ainsi du centre à la périphérie; alors l'épiderme, poussé par l'ensemble de ces jeunes urédospores, se déchire et les urédospores se montrent à l'extérieur en refoulant de plus en plus sur les côtés les lambeaux de l'épiderme (fig. 7, ép).

Nous voyons donc, par ce qui précède, que chaque cellule génératrice peut fournir plusieurs spores par division répétée de ses noyaux, comme cela a lieu dans les filaments fertiles de l'écide, avec cette différence, toutefois, que la cellule génératrice, au lieu de se fragmenter



à son sommet pour donner des spores en série, produit ici des papilles à sa surface. Nous pouvons remarquer, en outre, que les noyaux, dans ces deux appareils, jouent le même rôle, le pédicelle de l'urédospore correspond à la cellule intercalaire de l'écide.

Les paraphyses (fig. 7, p), qui se développent entre les urédospores, représentent des urédospores atrophiées et ne se cutinisent pas : elles renferment deux petits noyaux plongés dans un protoplasme à grandes vacuoles. Comme les urédospores, elles possèdent une cloison à leur base.

L'urédospore présente à considérer deux parties : la spore et son pédicelle. Dans la spore, les nucléoles deviennent très gros et vacuolaires ; ils abandonnent parfois la chromatine pour se montrer sur le côté, de telle sorte que le noyau semble être formé de deux masses : c'est ce qui nous avait fait dire, dans une de nos premières notes (1), que l'urédospore, dans cette espèce, pouvait renfermer jusqu'à quatre noyaux. Le protoplasme, dans lequel se trouvent ces noyaux, est réticulé à la surface, mais ce réseau disparaît de bonne heure en même temps que la spore se cutinise. A la maturité, les nucléoles rentrent dans le réseau chromatique et se placent souvent sur le côté ; la chromatine se dispose régulièrement et le contour du noyau est alors très net. Les deux noyaux occupent, dans la spore, des positions quelconques et sont reliés à la paroi par un protoplasme à larges mailles. La spore s'entoure d'une forte membrane qui se colore par les réactifs de la cutine : les pores toutefois font exception ; ils sont au nombre de quatre, placés suivant l'équateur (fig. 7, u). Les autres détails rappellent ce que nous avons dit plus haut pour l'écidiospore.

Le pédicelle a une mince membrane qui limite un

(1) Dangeard et Sappin-Trouffy : *Recherches histologiques sur les Urédinées* (loc. cit.).

protoplasme vacuolaire et peu abondant; les noyaux expulsent bientôt leurs nucléoles et deviennent très petits. Puis la spore se détache, par gélification, au sommet du pédicelle.

Les téléutospores (fig. 7, t) sont le siège de phénomènes identiques à ceux que nous allons décrire dans l'espèce suivante.

*Uromyces striatus* Schw.

Cette espèce se développe sur les feuilles de *Medicago sativa*, à la surface desquelles elle produit des sores contenant d'abord des urédospores, ensuite des téléutospores. Les écides et les spermogonies se rencontrent sur *Euphorbia Cyparissias*; nous ne décrirons que la téléutospore.

La figure 9 nous montre l'épiderme de la feuille déchiré et rejeté sur les côtés par les téléutospores, les cellules du mésophylle dissociées par les filaments mycéliens qui se cloisonnent et se ramifient abondamment sur ce point; les articles ont deux noyaux; les suçoirs sont pédiculés, allongés, coudés, et, comme les articles, ils sont plurinucléés.

La téléutospore a une origine identique à celle de l'urédospore de l'*Uromyces Betæ*; mais la signification, dans le développement, est toute différente, ainsi qu'en témoignent les phénomènes dont elle est le siège.

Chaque téléutospore est unicellulaire; elle contient à l'état jeune deux noyaux nucléolés, plongés dans un protoplasme à larges mailles. Ces deux noyaux se portent bientôt au contact en prenant une forme allongée, et les noyaux restent ainsi longtemps en présence sans se pénétrer. C'est en employant le procédé d'écrasement dans le collodion avec coloration à l'hématoxyline phéniquée que nous sommes arrivé à nous assurer que, dans la téléutospore mûre, il n'y avait qu'un seul noyau nucléolé de forme sphérique, situé au milieu d'un protoplasme devenu

finement réticulé. Cette fusion, qui se produit sans exception dans chaque téléutospore, doit être considérée comme une véritable fécondation : nous en donnerons la preuve dans nos conclusions générales.

Dans les espèces de ce genre, la téléutospore est dépourvue d'ornementation à sa surface; elle a une paroi qui se laisse difficilement pénétrer par les réactifs; on y remarque les mêmes enveloppes que dans une écidiospore.

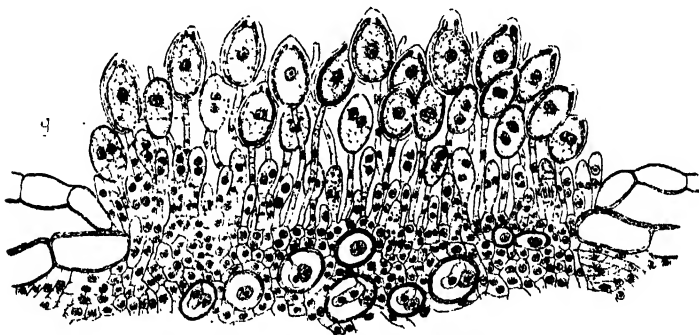


FIG. 9. — *Uromyces striatus* : téléutospores (grossissement 450). Réd. 1/4.

Seulement l'exospore est ici plus épaisse et ne présente, au sommet, qu'un seul pore germinatif.

Le pédicelle devient étroit et long, tout en gardant sa paroi très mince; à l'intérieur, on trouve deux petits noyaux superposés avec quelques granulations de protoplasme: il se gélifie en un point (fig. 9, g) voisin de son extrémité.

### *Uromyces Rumicis* Schum.

Dans l'*Uromyces Rumicis*, on ne connaît que deux sortes de fructifications : l'urédospore et la téléutospore. Nous avons récolté cette espèce au mois de novembre sur les feuilles du *Rumex Patientia*.

Le thalle a la même structure que dans l'*Uromyces Betæ*, les suçoirs ont également des formes très variées : ils

peuvent être enroulés en tire-bouchon; d'autres fois, ils sont rameux ou renflés à leur extrémité.

L'urédospore peut être piriforme ou sphérique; elle a le même développement et la même structure que celle de l'*Uromyces Betæ*. Le pédicelle est plus long et plus grêle; la surface est généralement plus finement échinulée; les pores germinatifs sont placés au voisinage du sommet. Les paraphyses sont nombreuses et cylindriques; elles perdent de bonne heure leur contenu et deviennent transparentes. La téléutospore offre la même structure que celle de l'*Uromyces striatus* que nous venons d'étudier.

#### *Uromyces Ficariæ* Schum.

L'*Uromyces Ficariæ* produit surtout des téléutospores et peu d'urédospores; c'est pour ce motif, sans doute, que ces dernières ont échappé à l'examen de la plupart des observateurs. Nous l'avons récolté au mois d'avril sur *Ficaria Ranunculoïdes*, où les fructifications produisent des excroissances sur les feuilles et les pétioles.

La section transversale d'un pétiole, passant par un sore (fig. 10), montre de nombreux corps irréguliers développés à l'intérieur d'une cavité hémisphérique dont l'ensemble constitue un sore mixte de couleur brune, composé principalement de téléutospores. Les cellules du parenchyme et de l'épiderme sont dissociées par la convergence des filaments qui concourent à la formation des cellules génératrices des deux sortes de spores.

Les noyaux sont au nombre de deux par article; ils sont elliptiques; leur contour est régulier; leur division est synchronique et facile à observer: elle s'effectue au même niveau, ou si le filament est trop étroit, les deux figures karyokinétiques sont légèrement déviées dans un plan oblique au grand axe du tube.

Les deux chromosomes qui sont confondus dans le

noyau à l'état de repos, sous forme de petites granulations, deviennent au moment de la karyokinèse d'une grande netteté. Les figures karyokinétiques se forment comme dans les espèces que nous venons d'étudier. A l'anaphase, elles ont la forme de deux haltères fendues longitudinalement en deux moitiés; plus tard, les quatre noyaux-filles se séparent en deux groupes, puis, entre chaque groupe il apparaît une

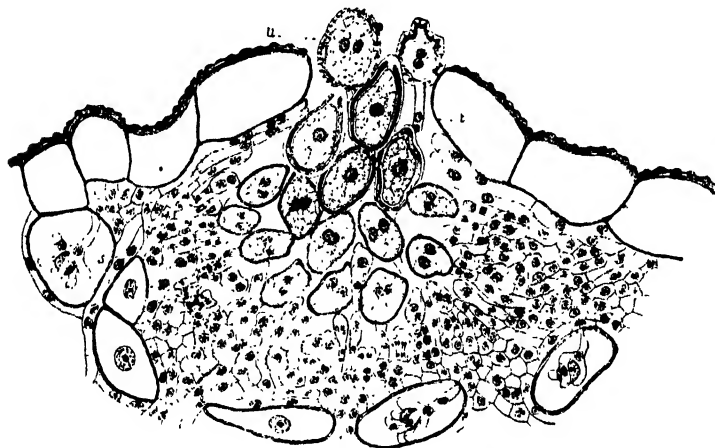


FIG. 10. — *Uromyces Ficariz* : Urédospores et téléospores (grossissement 450).  
Réd. 1/4.

cloison. Le thalle est donc nettement différencié; les noyaux, qui vont former la téléutospore, seront séparés par un très grand nombre de générations du point d'origine.

Les suçoirs sont peu rétrécis à leur base; de plus, ils se pelotonnent autour du noyau de la cellule hôtalière, ce qui leur donne un aspect très complexe (fig. 10, s).

La genèse des spores est la même que dans l'*Ur. Betæ*. Au début de la formation du sore, le contour de l'urédospore et de la téléutospore est anguleux, par suite de la pression que ces corps exercent les uns sur les autres; mais, quand l'épiderme est déchiré, le développement se fait librement et leur forme est régulière.

Les urédospores (fig. 10, u) se distinguent des téléutospores (fig. 10, t) par leur surface qui est finement échinulée et par la présence de deux à quatre pores germinatifs, disposés irrégulièrement dans l'exospore.

Nous ajouterons enfin quelques renseignements sur une dernière espèce, l'*Ur. Geranii*, où l'étude du noyau est d'une grande facilité.

*Uromyces Geranii* D. C.

Les noyaux du mycelium sont groupés par deux et leur contour est exactement sphérique; les suçoirs présentent beaucoup de netteté. En ce qui a trait à la téléutospore, on observe les mêmes phénomènes de fusion que dans les espèces précédentes. Les noyaux qui se fusionnent appartiennent à deux séries parallèles et sont entiers. Nous avons dit précédemment ce que nous pensions de cette fusion: nous ferons connaître plus loin les phénomènes qui l'accompagnent.

---

## CHAPITRE II.

### GENRE PUCCINIA PERS.

Ce genre est caractérisé par des téléutospores pédicellées, indépendantes, et formées de deux cellules superposées dont chacune est munie d'un pore germinatif. Nos recherches ont porté sur les espèces suivantes : *P. Graminis*, *P. coronata*, *P. Rubigo-vera*, *P. Porri*, *P. Violæ*, *P. Liliacearum*, *P. Menthæ*, *P. Fusca*, *P. Poarum*, *P. Caricis*, *P. Polygoni*, *P. Buxi*, *P. Malvacearum*.

#### *Puccinia Graminis* Pers.

Cette espèce est un des parasites les plus répandus et les plus nuisibles à l'agriculture ; il accomplit le premier cycle de son développement sur le *Berberis vulgaris* et le second sur diverses céréales, telles que le Blé, l'Orge, l'Avoine, le Seigle, etc.

De nombreux travaux ont été faits pour déterminer sa véritable nature et, parmi les plus importants, nous devons citer ceux de Tulasne (1) et de de Bary (2). Le premier a étudié la structure de l'urédospore et de la téléutospore ; le second a établi son hétérocécie. Enfin, Brefeld a obtenu la germination des spermaties dans des liquides nutritifs spéciaux, appropriés à la nature du champignon (3).

Toute la partie morphologique étant bien connue, nous nous sommes attaché à la structure intime du mycelium et

(1) Tulasne. *Loc. cit.*

(2) A. de Bary, *id.*

(3) Brefeld. Heft IX.

des quatre appareils de fructification. Nous avons fourni, au sujet du mycelium, il y a deux ans, les renseignements suivants qui ont été observés sur un pied d'Avoine.

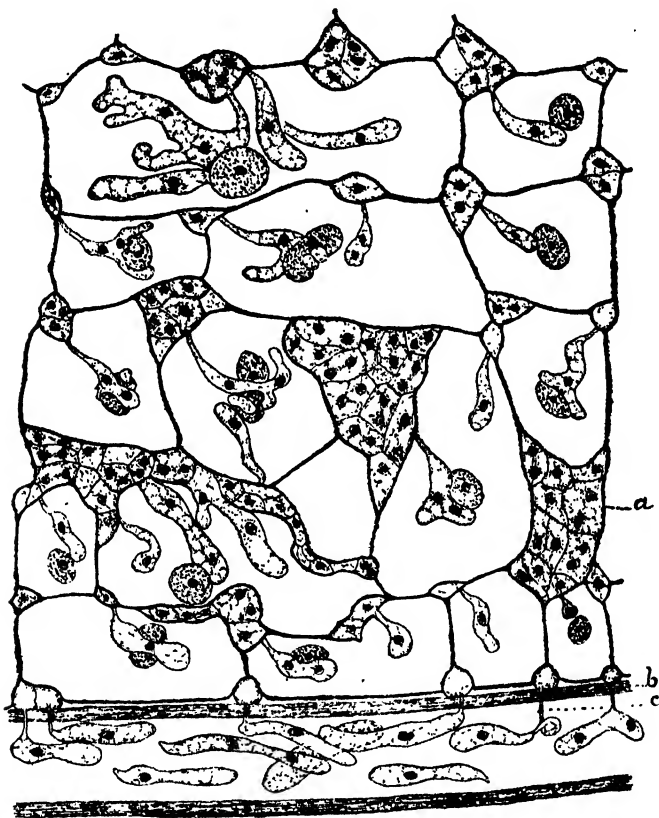


FIG. 11. — Mycelium du *Puc. Graminis* sur une tige d'Avoine (grossissement 600).

« Les filaments mycéliens sont entièrement localisés dans les régions parenchymateuses de la plante » (fig. 20) ; ils parcourent les espaces intercellulaires, qu'ils élargissent en s'insinuant entre les deux feuillets primitivement accolés des membranes cellulaires (fig. 11, a) ; « on n'en trouve pas dans les faisceaux libéro-ligneux, ni dans les cellules sclérifiées ; néanmoins on doit faire exception pour



les suçoirs qui traversent la première rangée des cellules de sclérenchyme confinant au parenchyme (fig. 11, b). Les noyaux des filaments végétatifs sont petits et constitués par un hyaloplasme qui renferme de fines granulations de chromatine, ce qui rend difficile l'observation du nucléole. Ces noyaux se rencontrent fréquemment à l'état de division ; il y en a deux par cellule.

Les suçoirs sont très nombreux et remplissent souvent la cavité des cellules hospitalières ; ils renferment un protoplasme granuleux ou vacuolaire avec un ou deux noyaux. Ils ont différentes formes suivant qu'on les examine dans les cellules de parenchyme ou dans les fibres de sclérenchyme.

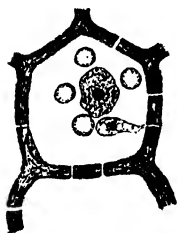


FIG. 12. — Section transversale d'une fibre de sclérenchyme (grossissement 900).

Dans le premier cas, leur diamètre est variable : ils peuvent être droits, courbes, contournés ou ramifiés en deux ou trois branches qui embrassent plus ou moins fortement le noyau de la cellule hospitalière ; dans le second, au contraire, ils

affectent, en général, une forme de bâtonnet.

Leur diamètre est sensiblement égal à celui des tubes ; le pédicule présente, dans quelques cas, une cloison à sa base (fig. 11, c). La figure 12 nous montre la coupe transversale d'une cellule de sclérenchyme dont le noyau se trouve entouré par les suçoirs se trouvant à ce niveau. Le noyau de la cellule hospitalière est souvent déformé par ce contact et prend des formes variables. »

Sur le *Berberis vulgaris* (fig. 13 et 14), les noyaux du mycelium ont sensiblement la même structure que sur le pied d'Avoine ; cependant ils ont moins d'affinité pour l'hématoxyline ; leur division se fait isolément jusqu'au moment de la formation de l'écide où, à partir du sommet des filaments fertiles, on trouve deux noyaux qui se divisent en même temps et au même niveau. Cette double

division, qui a pour effet de fournir à l'écidiospore deux noyaux d'origine différente, se retrouve plus tard dans le mycelium qui produit l'urédospore et jusque dans la téléutospore. Comme chaque division simple ou double est

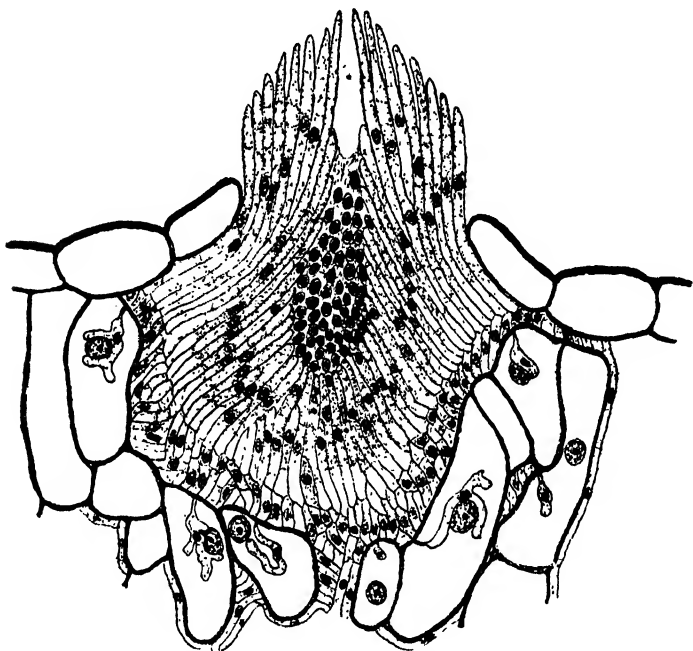


FIG. 13. — Spermatogonie du *Puc. Graminis* (grossissement 510).

accompagnée de la formation d'une cloison, il en résulte nécessairement que les cellules intercalaires ont d'abord un, puis deux noyaux.

La spermatogonie a la forme d'une bouteille dont la paroi serait formée par un feutrage très fin de filaments mycéliens duquel partent un grand nombre de tubes qui se dirigent vers la partie centrale de l'organe. Ceux de ces tubes qui s'implantent à la partie supérieure de la spermatogonie sortent au dehors sous forme d'un pinceau délicat et restent stériles ; les autres engendrent les spores.

Les chromosomes du noyau générateur sont très petits, ils sont tantôt parallèles au grand axe, tantôt en forme d'X; leur scission paraît se faire à l'équateur. Les spermaties se forment une à une à l'extrémité du tube fructifère par étranglement, emportant chaque fois, comme nous

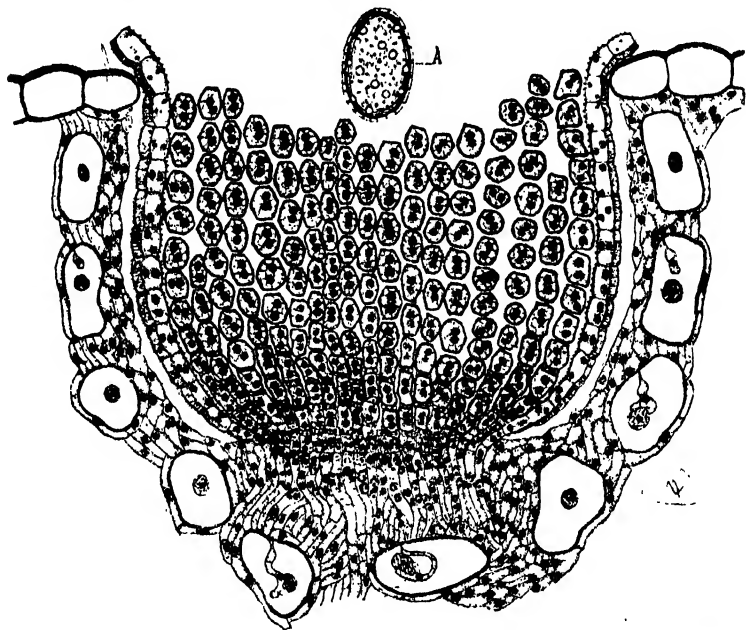


FIG. 14. — Eoïde du *Puc. Graminis* (grossissement 510). A, écidiospore (grosissement 850). Réd. 1/3.

l'avons déjà vu chez l'*Ur. Erythronii*, un noyau-fille. Elles restent quelque temps unies en chapelet au sommet du tube, puis elles s'en séparent et s'accumulent en grand nombre dans la cavité de la spermogonie. Enfin, elles sont rejetées au dehors dans une masse mucilagineuse et incolore; elles sont très petites, sphériques ou elliptiques; leurs noyaux ont la même taille et la même structure que ceux du mycelium.

L'écide a une forme typique, elle est un peu plus profonde que chez l'*Uromyces Erythronii* (fig. 14). Les spores

sont également plus petites et se détachent en séries très régulières à l'extrémité des filaments sporifères. Elles sont d'abord polyédriques par pression réciproque, puis, quand elles sont devenues libres, leur forme devient sphérique ou ovale (fig. 14, A). Les cellules intercalaires for-

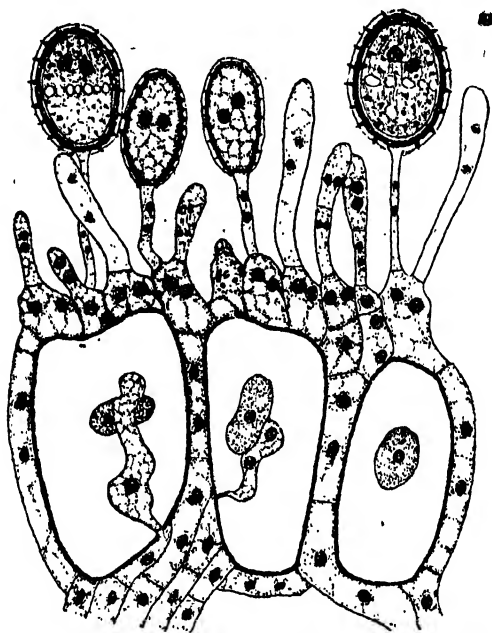


FIG. 15. — Portion de sore : urédospores du *Puo. Graminis* (grossissement 700).

ment entre les plus jeunes de petits disques très minces qui se gélifient de bonne heure. Les cellules du pseudo-peridium forment une enveloppe très régulière autour des spores, elles se détachent, ainsi qu'on peut le voir, avec beaucoup de netteté. A la maturité, chaque écidiospore possède deux noyaux nucléolés, très rapprochés, qui restent ainsi placés sans subir aucune fusion.

Les urédospores et les téléutospores se montrent sur les feuilles et les tiges de graminées sous la forme de taches ou sores linéaires. Cette disposition est due aux

fibres de sclérenchyme qui accompagnent les faisceaux libéro-ligneux et qui empêchent le mycelium de s'étendre en largeur (fig. 20).

Les urédospores sont entremêlées de paraphyses cylindriques; elles s'établissent au-dessous de l'épiderme qu'elles déchirent et se dispersent par gélification de l'extrémité du pédicelle. Nous avons fait de nombreux

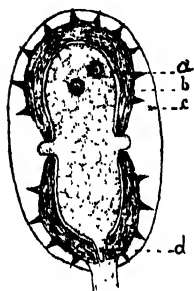


FIG. 16. — Urédospore isolée du *Pucc. Graminis* (grossissement 1300).

essais pour trouver la nature de cette gelée, en suivant les méthodes indiquées par M. Mangin (1) pour la détermination des composés pectiques et de la callose, mais nous n'avons obtenu aucun résultat. La figure 15 indique la marche des noyaux dans la formation des spores: elle est la même que dans l'*Ur. Betæ*. Elle montre également deux suçoirs en contact avec les noyaux des cellules hospitalières.

Quand on colore les coupes au bleu de méthyle ou d'aniline et qu'on les examine à un fort grossissement, l'urédospore se présente sous la forme d'une cellule ovale entourée de trois enveloppes (fig. 16): une interne (a), l'endospore qui se colore fortement en bleu et qui pénètre quelquefois dans les pores entourant le protoplasme qui s'y avance; une externe (b), l'exospore épaissie dans les régions polaires et pourvue à l'équateur de cinq à huit pores germinatifs; cette dernière est recouverte par la membrane primitive du tube (c) qui s'est dilatée et dans laquelle restent comprises les épines de l'exospore.

Le contenu est formé d'un protoplasme finement réticulé portant à sa partie supérieure deux noyaux à réseau chromatique lâche. A la base, on distingue encore, dans

(1) Mangin : *Bulletin de la Société botanique de France*, 1891, p. 176.

l'exospore, une sorte de petit canal (*d*) destiné à faciliter le passage des matières de réserve venant du mycelium à travers le pédicelle.

Dans l'exposé de la germination de l'urédospore, de Bary a fait une étude très complète du filament germinatif et de sa pénétration dans les tissus de la plante hôte; nous ne nous occupons ici que de la structure histologique de ces germinations. Les urédospores, qui nous ont servi pour cette étude, ont été cueillies au mois d'août sur des pieds d'Orge.

Nos cultures ont été obtenues en semant simplement les urédospores à la surface de cuvettes remplies d'eau. Au bout de quelques heures on observe déjà quelques germinations; nous les avons suivies pendant deux jours, fixant ces germinations à tous les stades au moyen de l'alcool à 95°.

Dans ces cultures, elles changent à peine de forme; le protoplasme, sous l'influence de l'humidité, se gonfle et pénètre dans les pores entouré de l'endospore. Il peut y avoir émission de plusieurs papilles, mais une seule se développe normalement en tube. Les deux noyaux passent ensuite dans ce tube et y cheminent à peu de distance l'un de l'autre; leur division a lieu comme dans le filament germinatif de l'écidiospore. La substance chromatique de chaque noyau se sépare en deux chromosomes parallèles ou en forme de V (fig. 17, a). Au stade suivant, les quatre chromosomes sont au même niveau, ils sont pa-

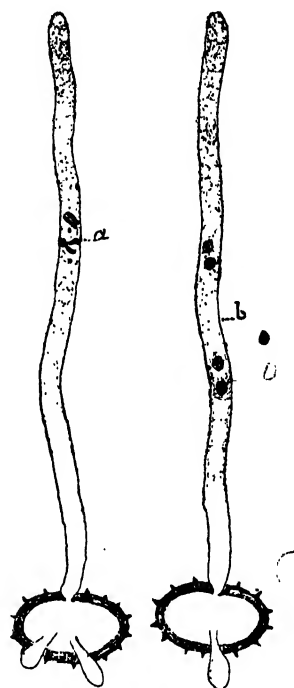


FIG. 17. — Urédospores du *Pucc. Graminis*: germinations (grossissement 450).

rallèles deux à deux au grand axe du tube. Bientôt chacun d'eux s'étirant suivant la ligne des pôles, leur scission a lieu vers l'équateur. Les chromosomes secondaires, arrivés aux pôles, s'unissent deux à deux et les quatre noyaux-filles qui résultent de cette union se séparent en deux couples (fig. 17, b). On trouve ainsi des filaments avec quatre noyaux groupés par deux, sans trace de séparation.

Le tube continue de s'allonger et reste presque toujours simple; l'urédospore se vide peu à peu, le protoplasme se porte à l'extrémité du filament en laissant souvent derrière lui une ou deux cloisons. La croissance du filament se trouvait vite arrêtée, car les circonstances dans lesquelles nous pouvions bien l'observer sont trop différentes de celles qui, seules, la pouvaient entretenir. Il faudrait, en effet, qu'elle eût lieu dans des solutions nutritives artificielles appropriées à la nature du parasite ou à travers le parenchyme d'une plante vivante.

Le filament germinatif ne se présente pas toujours sous cet état de simplicité; il arrive souvent qu'il forme à son extrémité une vésicule ovoïde ou irrégulière qui attire à elle, comme dans l'*Uromyces Erythronii*, tout le protoplasme avec les noyaux du filament (fig. 18). Cette vésicule, en même temps qu'elle épaissit sa paroi, se sépare du filament qui lui a donné naissance par une cloison à sa base (fig. 18, c, e, f, g). Quelquefois le filament continue de s'allonger au delà de cette vésicule en conservant la même direction, avant que tous les noyaux y soient arrivés et qu'une cloison soit établie au-dessous (fig. 18, d). Mais il arrive très-souvent que cette vésicule met fin à la première végétation et qu'elle en commence une nouvelle en produisant soit une seconde vésicule (fig. 8, e), soit un filament simple (fig. 18, d) ou divisé en deux ou trois rameaux (fig. 18, f). On remarque encore que cette vésicule peut se produire au contact même de la spore.

Ces vésicules, dont la membrane est plus épaisse que

celle du tube générateur, ne contiennent d'abord que les deux noyaux venus de l'urédospore, mais bientôt ceux-ci entrent en voie de division et en donnent quatre nouveaux.

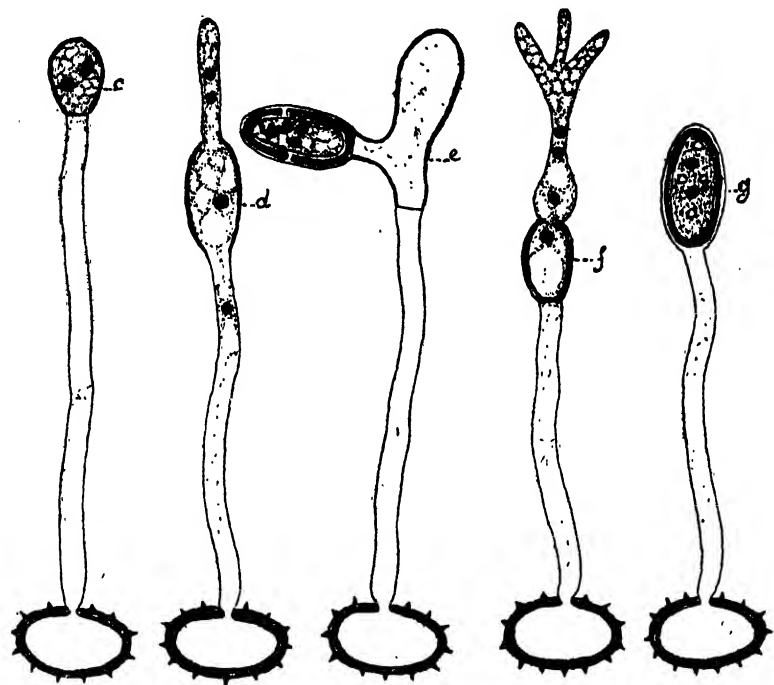


FIG. 18. — Urédospores du *Pucc. Graminis*: germinations (suite) (grossissement 450).

C'est ainsi que l'on rencontre souvent ces formations avec deux ou quatre noyaux : nous avons vu très nettement ces noyaux en traitant nos germinations par l'hématoxyline ou le bleu d'aniline, les examinant ensuite dans la glycérine après avoir un peu déshydraté.

De plus, l'action de l'iode sur ces germinations nous a donné, comme dans les asques (1), une très belle coloration bleue dans la membrane des vésicules. Le bleu d'aniline

(1) Consulter Van Tieghem. *Traité général de Botanique*.



nous a permis également de voir très distinctement un certain nombre de pores dans leur paroi (fig. 18, e, g). Celle-ci se laisse diviser en trois couches ; l'interne et l'externe ne se colorent pas au moyen des réactifs énumérés plus haut ; seule, la couche moyenne se colore fortement en bleu par l'iode, ce qui nous indique que cette région est formée d'une substance voisine de l'amidon.



FIG. 19. — Uredospore du *Pucc. Graminis* : germination (suite) (grossissement 450).

Cette transformation de la membrane mitoyenne commence au sommet (fig. 19) et descend peu à peu jusque dans la cloison qui sépare le renflement du filament générateur. Cet épaissement n'est pas uniforme au début ; l'action de l'iode nous montre, en effet, des points beaucoup plus colorés en bleu que d'autres, mais, à complète formation, l'épaisseur de cette couche est uniforme.

Les téléutospores apparaissent vers la fin de la végétation ; elles sont bi-cellulaires et leurs deux cellules forment ensemble un corps elliptique dont les extrémités sont légèrement effilées (fig. 20). Dans cette espèce, elles ne sont pas accompagnées de paraphyses, et, quand l'épiderme est déchiré, elles s'étalent à l'extérieur en forme d'éventail.

L'action du parasite sur la tige de l'Avoine est très restreinte, car le mycelium ne peut s'étendre librement qu'en longueur ; il est bordé en profondeur et sur les côtés par une gaine hémisphérique de fibres de sclérénchyme (fig. 20, a).

Le développement de la Puccinie rappelle, au point de vue de la division des noyaux, ce qu'on observe dans l'*Uromyces*. Il se complète ensuite par une seconde bipartition transversale et simultanée des noyaux de la spore avec formation d'une cloison au milieu (fig. 21, A). On obtient ainsi une téléutospore à deux loges.

Dans cette formation, toutes les divisions se succèdent avec un intervalle de repos, par conséquent, il n'y a aucune réduction de la substance chromatique.

Les noyaux augmentent rapidement de volume, les nucléoles grossissent dans les mêmes proportions. Dans chaque loge, on observe les mêmes phénomènes de fusion

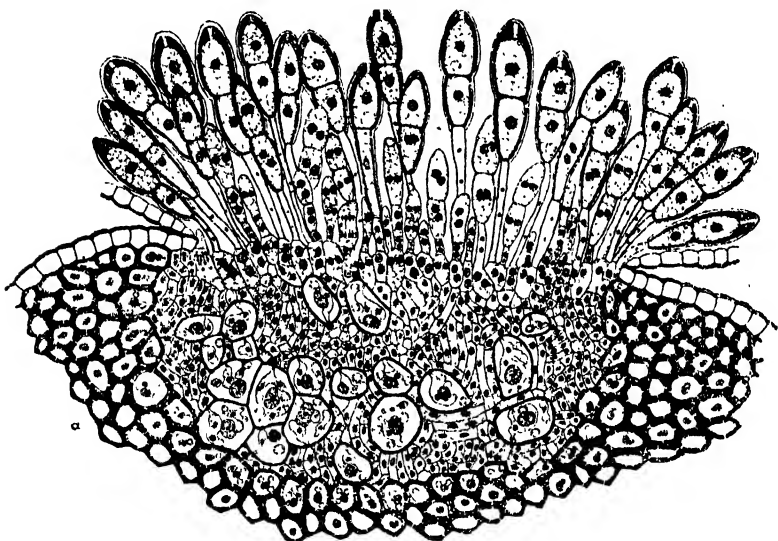


FIG. 20. — Téléospores du *Puc. Graminis* : section transversale d'un sore (grossissement 450). Réd. 1/3.

que chez les *Uromyces* (fig. 21, b) ; pour cela, les deux noyaux se placent très près l'un de l'autre et les membranes nucléaires disparaissent ; les deux nucléoles se fusionnent en un seul, alors que les deux masses chromatiques rejoignent leur bord pour entourer ce nucléole unique.

Après la fusion, une membrane nucléaire apparaît à la périphérie, la chromatine se dispose en un réseau régulier et l'ensemble du noyau sexuel prend un aspect spongieux. Ce noyau occupe généralement le centre de la cellule, son contour est sphérique.

Pendant ce temps, la téléutospore se crée une enveloppe cutinisée, ou exospore, qui s'épaissit fortement au sommet. Le protoplasme resserre peu à peu ses mailles et reste enveloppé par l'endospore. A la maturité, les deux loges sont en outre recouvertes, comme dans les autres spores, par la membrane primitive du tube. Le pédicelle est per-

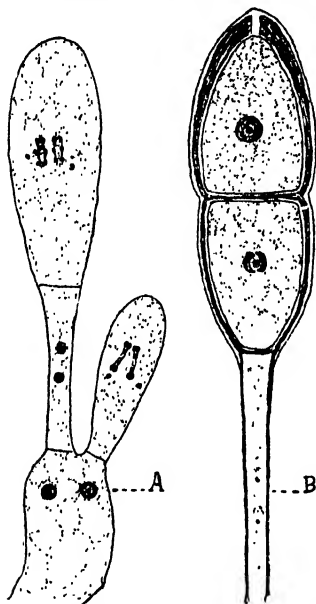


FIG. 21. — Téléutospores isolées du *Puc. Graminis* (grosissement 1200).

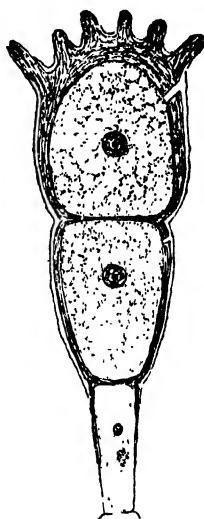


FIG. 22. — Téléutospore du *Puc. coronata* (grosissement 1200).

sistant, ses noyaux et son protoplasme disparaissent. Les pores germinatifs occupent la position indiquée par Tulasne : le pore de la loge supérieure est placé au sommet, celui de la loge inférieure vient immédiatement au-dessous de la cloison de séparation.

#### *Puccinia coronata* Corda.

Sur le même pied d'Avoine, nous avons trouvé, à côté du *Puccinia Graminis*, des sores entièrement constitués par des téléutospores de *Puccinia coronata*.

Les téléutospores ont un court pédicelle et portent au sommet une couronne de digitations qui servent à les caractériser (fig. 22).

La biologie de cette espèce a fait également l'objet des recherches de de Bary. Ce savant a prouvé que l'*Æcidium Rhamni*, qui se développe sur la Bourdaine et le Nerprun, représentait la première forme de ce champignon.

La téléutospore est le siège des mêmes phénomènes de fécondation que celle du *Puccinia Graminis*; quant au mycelium, il n'offre aucun caractère de distinction.

*Puccinia Rubigovera* D. C.

Nous avons récolté cette espèce au mois de juillet sur les tiges et les feuilles du *Lycopsis arvensis* où elle avait produit des écidides et des spermogonies. Les urédospores

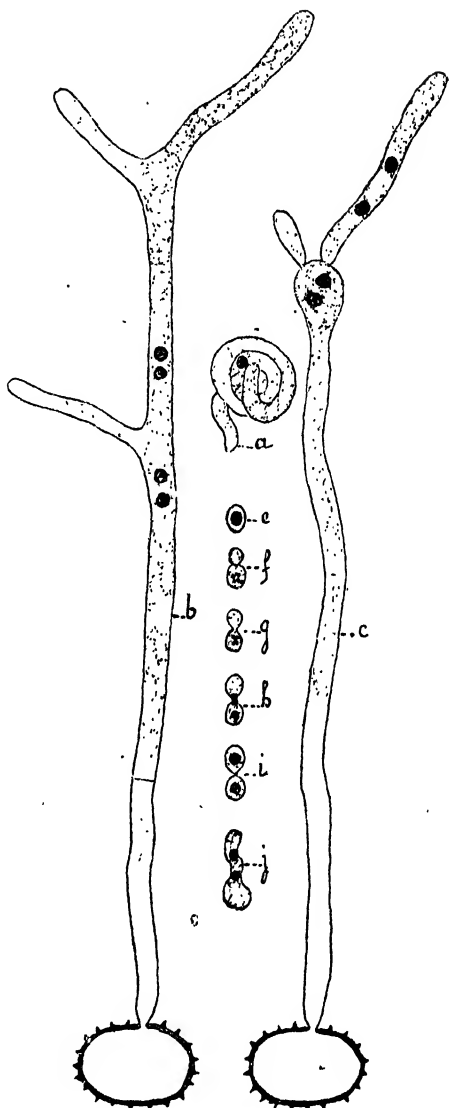


FIG. 23. — *Puc. Rubigovera* : a, suçoir ; e, f, g, h, i, j, spermaties en voie de germination (grossissement 850) ; c, b, filaments germinatifs de deux écidiospores (grossissement 450).

et les téléutospores se développent, d'après les observations de de Bary, sur le Seigle, l'Avoine, l'Orge, etc.

La spermogonie, l'écide, ainsi que le mycelium qui les produit, ont les mêmes caractères histologiques que chez le *Puccinia Graminis*.

Les suçoirs (fig. 23, a) sont pelotonnés et difficiles à mettre en évidence à cause du contenu granuleux que renferment les cellules malades.

L'écidiospore en germant donne rarement plus d'un filament qui s'étend rapidement en longueur. Les noyaux sortent l'un après l'autre de la spore et se portent dans le filament au milieu des granulations protoplasmiques. Leur division est synchronique et s'effectue au même niveau du tube. Le protoplasme, dans sa marche en avant, abandonne derrière lui une ou deux cloisons qui l'isolent du reste du tube (fig. 23, b). Le filament reste ordinairement simple, droit ou contourné en spirale ; cependant il peut aussi, dans quelques cas, se partager en deux ou trois branches presque égales ou produire à son extrémité un petit renflement (fig. 23, c) qui attire à lui le protoplasme et les noyaux, et qui devient le centre d'un nouveau développement, ainsi que nous l'avons déjà indiqué dans d'autres espèces. Quand la spore s'est vidée de son contenu, le tégument laisse facilement entrevoir les 12 pores germinatifs correspondant à autant de parties faiblement saillantes.

La germination des spermaties s'obtient plus difficilement ; elle ne peut avoir lieu qu'au moyen de liquides nutritifs appropriés à leur nature ; cela tient, sans doute, au peu de réserves qu'elles renferment.

Tulasne (1), ne pouvant les faire germer, regardait ces

(1) Tulasne. Comptes rendus de l'Académie des sciences, t. XXXII, 1852.

corpuscules comme des organes mâles. M. Cornu (1) est le premier auteur qui a constaté que ces corps germaient par un procédé analogue à celui des levures. Plus tard, M. Brefeld (2), s'appliquant à l'étude des mêmes objets, les a vus produire de petits filaments contenant des gouttelettes oléagineuses colorées en rouge orangé, caractéristiques d'un grand nombre d'Urédinées. Nous-même, après plusieurs essais infructueux, nous avons réussi à faire germer les spermaties de l'espèce que nous étudions, en les plaçant dans le suc cellulaire de la plante hôte de laquelle nous l'avons extrait en comprimant énergiquement les tissus. Au bout de 24 heures, nous avons fixé ces germinations à l'alcool à 95°. Nous les avons ensuite colorées au moyen d'un mélange de phénol et d'hématoxyline, avec examen dans la glycérine, afin d'éviter toute contraction. Il nous a été possible de la sorte de connaître les principaux détails histologiques de ces germinations. Toutefois, la matière mucilagineuse dans laquelle elles sont plongées, empêche leur isolement et rend, par suite, leur examen très difficile.

Pendant la germination, la spermatie conserve sa forme elliptique (fig. 23, *e*), elle augmente de volume, son protoplasme devient vacuolaire; en même temps on voit apparaître à l'un des foyers une petite papille (fig. 23, *f*). Cette papille est reliée à la cellule-mère par un étranglement (fig. 23, *g*). A ce moment, le noyau de la cellule-mère, jusqu'ici unique, se divise dans le plan perpendiculaire à la ligne des foyers, de sorte que l'un des noyaux-filles se trouve tourné du côté de l'étranglement; il s'y engage en s'étirant (fig. 23, *h*), et, arrivé dans la papille, il reprend sa structure normale (fig. 23, *i*). Enfin

(1) M. Cornu : *Reproduction des Ascomycètes* (Annales des sciences naturelles, 6<sup>e</sup> série, t. III, 1876).

(2) Brefeld. *Loc. cit.*

l'étranglement en se resserrant interrompt toute communication entre la spore-mère et la spore-fille, lesquelles contiennent chacune un noyau. Ce processus de germination est identique à celui des levures (1) ; le noyau y joue le même rôle.

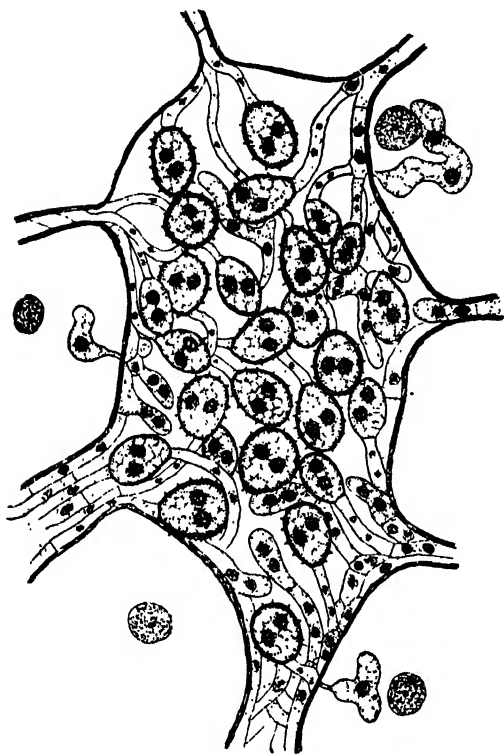


FIG. 24. — *Puc. Porri* : mésospores (grossissement 510).

D'autres fois, la spermatie produit un mince filament (fig. 23, j) qui reçoit le protoplasme et les deux noyaux provenant de la division. Il est probable qu'un peu plus tard, il se formera au milieu une cloison médiane délimitant deux nouvelles cellules uninucléées. Ainsi comprise, la germination de la spermatie n'amène aucune modification dans la marche du noyau. Elle

est donc absolument différente de celle de l'écidiospore et de l'urédospore.

#### *Puccinia Porri* Sow.

Les articles du thalle ont deux noyaux qui se divisent

(1) Dangeard : *Le Botaniciste*, 3<sup>e</sup> série, 6<sup>e</sup> fasc., p. 283, 1894.

au même moment; chacun d'eux possède deux chromosomes. Les suçoirs ont des formes variables (fig. 24); ils peuvent être fourchus, recourbés, droits ou renflés en massue.

L'urédospore a deux noyaux; sa paroi est percée de 8 pores germinatifs, sa surface est finement échinulée; par exception, comme nous l'avons déjà fait remarquer, les urédospores (fig. 24) peuvent se former à l'intérieur des tissus de la plante hôte et donner naissance à des mésospores qui ont la même structure que les précédentes.

*Puccinia Violæ* Schum.

Nous avons rencontré cette espèce au mois de mai sur *Viola tricolor*, où elle n'avait développé que des écides.

Le thalle a beaucoup d'analogie avec celui de l'espèce précédente; les articles ont quelquefois deux noyaux.

Les suçoirs (fig. 25) présentent une structure particulière et très intéressante, tant au point de vue de leur forme qui est très complexe, qu'au point de vue de leurs relations étroites avec le noyau de la cellule hôte. Ils sont enroulés un certain nombre de fois autour du noyau de la cellule hôte, ou bien contournés en hélice. La forme et le développement de l'écide sont les mêmes que chez le *P. Graminis*.

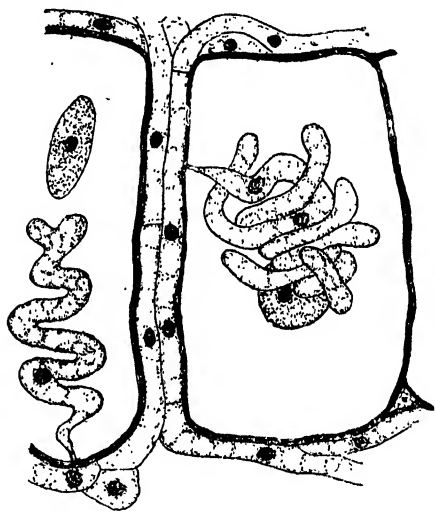


FIG. 25. — Mycelium et suçoirs du *Puc. Violæ* (grossissement 700).



Les écidiospores sont relativement grosses ; elles sont sphériques, ovales et échinulées ; la paroi présente un certain nombre de pores difficiles à mettre en évidence.

Les noyaux sont toujours bien distincts ; les nucléoles se trouvent quelquefois placés sur le côté de la substance chromatique ; mais ces corps ne sauraient être pris pour des élaïoplastes, ainsi que le pense M. Rosen (1). A maturité, ils sont toujours ramenés à l'intérieur de chacun des noyaux d'où ils dérivent.

*Puccinia Liliacearum* Duby.

Nous avons étudié dans cette espèce la spermogonie et la téléutospore ; la forme écide est très rare.

Les noyaux ont généralement deux chromosomes (2) ; cependant on en trouve qui ne présentent qu'une simple masse chromatique qui s'étire dans la direction du grand axe, comme s'il s'agissait d'un seul chromosome, mais avec un volume deux fois plus grand de substance chromatique. Les deux chromosomes restent unis durant toute la division. Quand les chromosomes sont séparés, leur scission a lieu, comme ailleurs, vers l'équateur par étranglement.

Dans le mycelium et la spermogonie, la division se produit isolément comme chez l'*Uromyces Erythronii* ; elle ne devient double et simultanée qu'au moment de la formation de la téléutospore. Il en résulte que les noyaux des loges ne sont différenciés que par un très petit nombre de générations. De plus, les cellules du mycelium n'ont le plus souvent qu'un seul noyau ; quand il y en a deux, ils

(1) Rosen. *Loc. cit.*

(2) MM. Poirault et Raciborsky n'ont vu dans chaque noyau qu'un seul chromosome qui se fend longitudinalement en deux moitiés ou chromosomes secondaires ; les deux chromosomes secondaires se portent ensuite en sens opposé vers les pôles en subissant un mouvement de bascule.

semblent dériver de la division directe. Cette division se produit dans les cellules intercalaires.

Les noyaux qui se divisent ainsi ne changent pas de coloration ; ils conservent leur aspect granuleux. La substance chromatique s'allonge suivant le grand axe de la cellule et se coupe bientôt en deux fragments qui ne sont plus reliés que par de très fins trabécules. Les fragments qui viennent de se produire peuvent se fragmenter à leur tour, de sorte que l'on trouve quelquefois 3 fragments réunis par des étranglements.

L'étranglement continuant, les fragments deviennent peu à peu entièrement libres. La figure 26 indique ces différents aspects. Cette division est en tout comparable à celle qui se produit dans les cellules âgées des plantes vasculaires ; elle n'amène aucune modification dans la marche du noyau. Le protoplasme reste indivis et devient de plus en plus rare.

La spermogonie a la même structure que chez le *Puc. Graminis*, seulement les éléments histologiques sont plus gros et plus faciles à observer ; elle s'établit à côté des téléutospores (fig. 27). Les spermatis n'emportent qu'un seul noyau-fille.

Les téléutospores se forment dans le parenchyme de la feuille ; elles se montrent à l'extérieur, sous forme de poussière noirâtre, par rupture de l'épiderme. Les sores sont entourés par une sorte de pseudo-parenchyme qui enveloppe les jeunes spores.

Au moment de la fusion des noyaux, les deux masses chromatiques affectent généralement la forme de croissant, les nucléoles étant placés sur le côté ; bientôt les deux masses chromatiques se rapprochent, se pénètrent, entourant les nucléoles qui ne tardent pas à se fondre en un

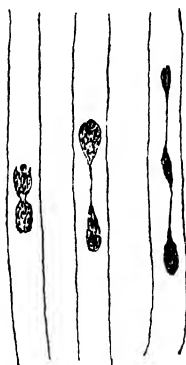


FIG. 26. — *Puc. Liliaeae* : division directe du noyau (grossissement 700).

seul nucléole. Le noyau sexuel devient sphérique et passe à l'état de repos. Pendant ce temps, le protoplasme resserre peu à peu ses mailles et se crée à la périphérie une membrane cutinisée. Les pédicelles sont longs, minces, transparents, leurs noyaux disparaissent. Les téléutospores ne germent qu'au printemps suivant.

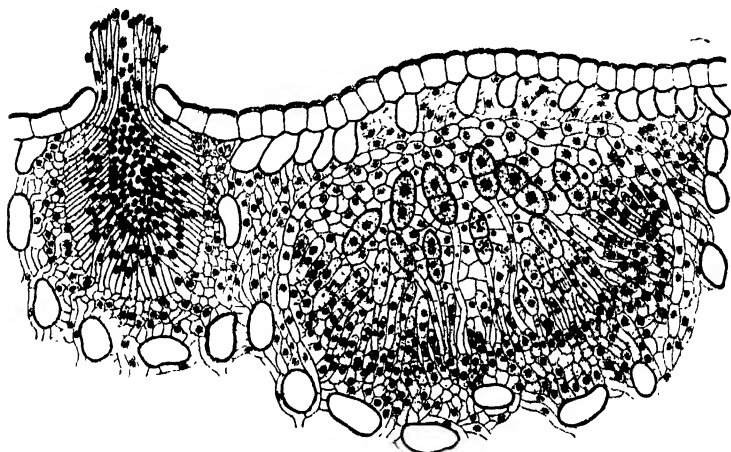


FIG. 27. — Spermogonie et sore à téléutospores du *Puc. Liliacearum* (grossissement 450). Réd. 1/3.

### *Puccinia Menthæ* Pers.

Cette espèce a été récoltée au mois de septembre sur *Mentha piperita* où elle avait produit, sur les tiges et les feuilles, des sores contenant des urédospores et des téléutospores.

Le thalle occupe les parties parenchymateuses de la plante. Les noyaux sont groupés par deux. Les suçoirs sont nombreux et pédiculés ; ils ont souvent la forme d'un utricule.

Les urédospores sont globuleuses ou piriformes : elles contiennent, comme dans les espèces précédentes, deux noyaux nucléolés.

La téléutospore est portée par un long et mince pédicelle qui contient deux petits noyaux. Dans le corps de la téléutospore, on trouve quatre noyaux qui se fusionnent bientôt deux à deux pour ne donner, à maturité, qu'un seul noyau sexuel à chacune des loges.

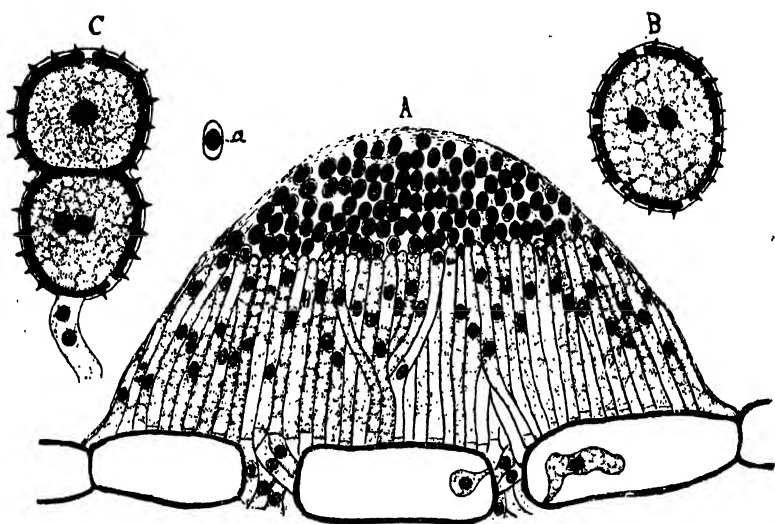


FIG 28. — *Pucc. Fusca*: A, spermogonie; B, écidiospore; C, téléutospore; a, spermatie (grossissement 850).

### *Puccinia Fusca* Relhan.

Cette espèce est assez commune aux environs de Poitiers sur les feuilles d'*Anemone nemorosa*.

La division du noyau se produit isolément jusqu'au moment de la formation de l'écide et de la téléutospore.

Les noyaux du mycelium sont gros et allongés; les suçoirs ont des formes variables (fig. 28).

Les spermogonies sont petites et coniques (fig. 28, A); elles s'établissent au-dessus de l'épiderme. Les spermaties (fig. 28, a) sont elliptiques; le noyau qu'elles renferment apparaît dans toute sa netteté.

L'écidiospore (fig. 28, B) a été étudiée par M. Vuillemin qui n'a vu à l'intérieur qu'un seul noyau (1). Il y a là une erreur, car elle renferme au milieu d'un protoplasme vacuolaire toujours deux noyaux bien distincts l'un de l'autre; elle est garnie, comme dans les autres espèces, de fines épines. Dans la paroi, on compte également un certain nombre de pores.

La téléutospore (fig. 28, C) offre des caractères que nous n'avons pas rencontrés jusqu'alors dans nos autres préparations. Elle est formée de deux cellules superposées sphériques, garnies à la surface de fines épines, comme dans l'écidiospore. De plus, ces cellules se séparent facilement l'une de l'autre, ce qui donne à la téléutospore bi-cellulaire un aspect particulier; en outre, les deux noyaux de chaque cellule restent longtemps en présence sans se fusionner, leur pénétration n'est complète qu'à la maturité.

*Puccinia Poarum* Nielsen.

Les échantillons qui nous ont servi pour cette étude ont été récoltés sur *Tussilago farfara*.

Les filaments mycéliens sont très abondants, ils se pressent contre les cellules du mésophylle de la feuille de manière à se mouler, pour ainsi dire, sur leurs parois en formant à leur surface une sorte de gaufrage. Les noyaux sont isolés et remplissent presque exactement la lumière des tubes.

Les spermogonies ont sensiblement le même aspect et la même structure que chez le *P. Graminis*.

Les écidiospores restent longtemps unies entre elles à l'intérieur de l'écide; elles composent des files de 10 à 11 cellules superposées en ligne droite. Au centre de chaque écidiospore, on distingue deux noyaux très rapprochés, mais qui n'éprouvent aucune fusion; la paroi est percée de

(1) Vuillemin: *Etudes biologiques sur les champignons*, p. 4.

12 pores germinatifs. Les cellules intercalaires sont minces et renferment deux petits noyaux qui ne tardent pas à disparaître. Les cellules du pseudo-peridium sont fortement épaissies à leur face externe, laquelle présente de nombreuses stries transversales ; à l'intérieur, on remarque, comme dans les autres espèces, quelques granulations protoplasmiques et deux noyaux en voie de disparition.

*Puccinia Caricis* Schum.

Cette espèce se rencontre vers le mois de mai sur *Urtica dioica*.

Le mycelium offre beaucoup d'analogie avec celui de l'espèce que nous venons d'étudier, il nous semble inutile d'y revenir. Dans l'écide, les figures karyokinétiques ont quelquefois la forme d'un V renversé. A la maturité, les écidiospores germent en un filament simple ou bifurqué, dans lequel s'engagent le protoplasme et les noyaux ; ces derniers ne tardent pas à s'y diviser chacun en deux autres. D'autres fois, il se produit une série de renflements séparés par des étranglements, comme dans l'*Uromyces Erythronii*.

*Puccinia Polygoni* Pers.

Cette espèce de juin à novembre est abondante aux environs de Poitiers sur les feuilles de divers *Polygonum*.

Le mycelium est abondant dans les espaces intercellulaires de la feuille, où il produit sur les deux faces d'abord des urédospores, ensuite des téléospores.

Les urédospores ont une forme sphérique ou ovale ; elles sont en outre finement échinulées à leur surface. A l'intérieur, on trouve deux noyaux nucléolés qui sont réunis à la face pariétale par des travées de protoplasme ; leur paroi présente généralement 4 pores germinatifs.

Lorsque, à maturité, on les place à la surface de l'eau contenue dans une cuvette, elles germent rapidement en

émittant un tube où se portent le protoplasme et les noyaux. Ceux-ci présentent au moment de leur division chacun deux chromosomes (fig. 29, E) ; leur division est synchrone. Le filament reste généralement simple, mais il arrive qu'il forme quelquefois à son extrémité une petite vésicule

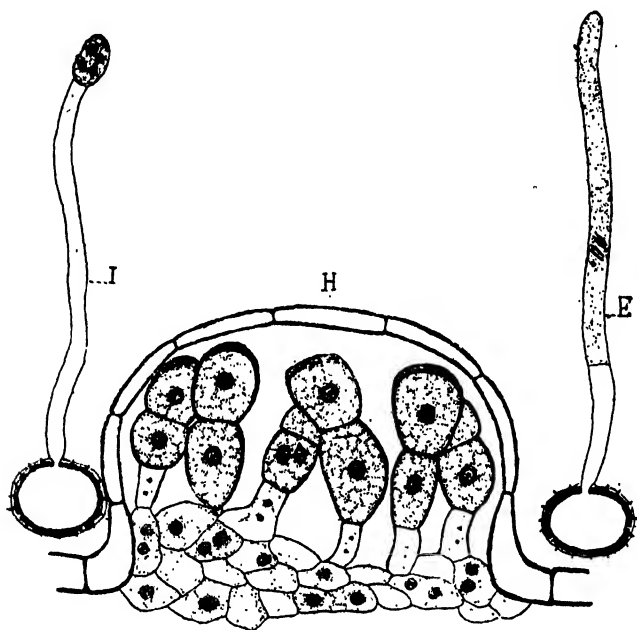


FIG. 29. — *Pucc. Polygoni* : E, I, germination de deux urédospores ; H, sore à téléospores (grossissement 510).

qui devient le centre d'un nouveau développement (fig. 29, I). Cette vésicule renferme ordinairement 4 noyaux. Nous voyons donc par ce qui précède que cette germination rappelle celle de l'*Uromyces Erythronii* et celle du *Puccinia Graminis*.

Les sores qui renferment les téléospores sont petits (fig. 29, H), souvent même confluent ; ils sont recouverts par l'épiderme de la plante. Après la fécondation, chaque

loge de la téléutospore ne contient qu'un seul noyau sexuel ; le pédicelle reste court et se cutinise.

*Puccinia Buxi* D. C.

On ne connaît dans cette espèce que la forme téléutospore qui s'établit au mois de mai à la face inférieure des feuilles du *Buxus sempervirens*.

Les noyaux du mycelium apparaissent avec une grande netteté, ils sont allongés et uniques pour chaque cellule.

Les suçoirs sont cylindriques et nombreux, ils se mettent par leur extrémité libre en contact avec le noyau de la cellule hospitalière.

Le développement de la téléutospore n'offre rien de particulier. A l'état jeune, on trouve dans chacune des loges deux noyaux différenciés par deux ou trois générations ; la fusion se produit bientôt, il en résulte qu'à la maturité on n'aperçoit qu'un seul noyau placé au centre du protoplasme de la loge. Les pores, au nombre de deux, occupent la même position que dans le *P. Graminis*. Les pédicelles sont longs, minces et ne subissent aucune cutinisation.

*Puccinia Malvacearum* Mont.

Cette espèce végète durant toute l'année sur *Malva rotundifolia* et *Althea rosea*. Le froid ne paraît pas arrêter beaucoup sa végétation. Nous l'avons vue, en effet, produire des fructifications, pendant tout l'hiver dernier, sur un pied d'*Althea* qui n'était abrité que par quelques arbrisseaux. Les pustules sont d'abord jaunes, puis brunes, elles sont arrondies sur les feuilles, elliptiques sur les tiges et les pétioles. Jusqu'ici, on ne connaît que la forme téléutospore.

Il n'existe qu'un seul noyau par cellule mycélienne ; mais comme ce noyau est réduit à une simple tache chromatique, il est bien difficile d'étudier sa division.



Les suçoirs (fig. 30, s) ont des formes très variables ; ils peuvent être fourchus, spiralés, rameux, utriculaires ou même pelotonnés à l'intérieur des cellules hospitalières.

Le développement ainsi que les phénomènes de fécon-

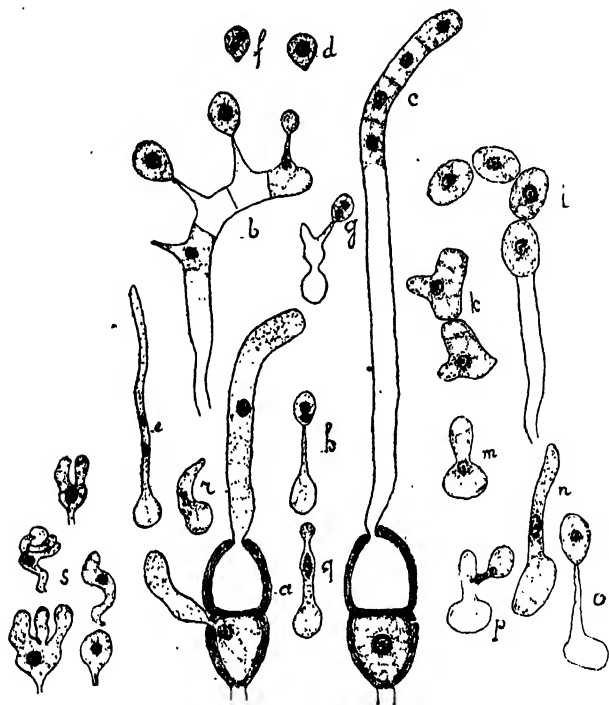


FIG. 30. — *Puc. Malvacearum* (grossissement 510).

dation de la téléospore sont les mêmes que dans les autres *Puccinia*. La paroi des loges se cutinise sans produire d'épaississement au sommet. Chaque loge est munie d'un pore germinatif occupant la position indiquée sur la figure 30. Le pédicelle est long et transparent ; il présente quelquefois une cloison transversale au-dessous de laquelle se trouvent les deux noyaux.

La germination de la téléutospore a lieu aussitôt la maturité dans une atmosphère humide ou à la surface de l'eau.

Comme nous aurons l'occasion d'étudier avec plus de détail ce mode de germination dans le chapitre suivant, nous nous bornerons à donner ici quelques renseignements préliminaires.

Chaque loge émet un promycelium qui se courbe ordinairement en manière de crosse (fig. 30, *b, c*). Ce promycelium reçoit le protoplasme et le noyau sexuel (fig. 30, *a*). Quand ce dernier est arrivé au milieu du tube, il subit deux bipartitions successives; les 4 noyaux qui en résultent se séparent ensuite à l'aide de 3 cloisons (fig. 30, *b, c*). Il se forme ainsi 4 cellules uninucléées dont chacune engendre un petit spicule qui se renfle à son extrémité. Le noyau s'y porte en s'étirant et l'on obtient une sporidie qui ne tarde pas à devenir libre. La sporidie (fig. 30, *d*) est une nouvelle plante qui donne tantôt un mince filament (fig. 30, *e*), tantôt un tube effilé ou ramifié portant une sporidie secondaire à deux noyaux (fig. 30, *g, h, f, q, r*).

Quand le promycelium est immergé, il se fragmente en 4 cellules elliptiques (fig. 30, *i*) qui fournissent à leur surface une papille (fig. 30, *h, m*) se développant plus tard en un tube (fig. 30, *n*) ou en un spicule qui porte une sporidie (fig. 30, *o, p*); mais il faut pour cela que le spicule sorte de l'eau.

Si maintenant nous cherchons à généraliser nos observations sur le genre *Puccinia*, il nous est facile de voir que le noyau joue le même rôle que chez les *Uromyces*. Dans chaque espèce, on distingue, au début de la végétation, une division normale à laquelle succède, à un certain moment du développement, une division simultanée qui a pour résultat de fournir des articles à deux noyaux d'origine différente. La fusion des noyaux est la même partout; elle se produit, à la fin de la végétation, dans les cellules de la

**téleutospore.** Le noyau sexuel passe à l'état de repos et devient susceptible de se diviser deux fois de suite, comme chez les Ustilaginées (1), pour donner les noyaux des quatre nouvelles plantes. Dans le chapitre suivant, nous établirons de quelle façon se produit la division.

(1) Dangeard : *Le Botanniste*, 3e série, 15 janvier 1894.

---

### CHAPITRE III.

#### GENRE GYMNOSPORANGIUM HEDWIG.

Dans les *Gymnosporangium*, les téléospores sont bicellulaires comme chez les *Puccinia*, mais chaque cellule est munie de deux pores germinatifs placés près de la cloison de séparation ; elles sont de plus unies par une matière gélatineuse provenant de la gélification des pédicelles. On ne connaît pas d'urédospores.

Ces champignons, dont Tulasne (1) a eu le mérite de fixer les principaux caractères, sont actuellement bien connus, grâce aux recherches d'Ørsted (2) ; ce savant a prouvé que les *Restœlia cancellata*, *Restœlia lacerata*, *Restœlia cornuta* représentaient la forme écidienne des *Gym. Sabinæ*, *Gym. clavariæforme*, *Gym. juniperinum*.

Le *Gymnosporangium Sabinæ* et le *Gymnosporangium clavariæforme* sont assez communs aux environs de Poitiers ; ils passent l'hiver l'un sur le *Juniperus Sabina*, l'autre sur le *Juniperus communis*, et causent sur les rameaux qu'ils portent des déformations et des hypertrophies (fig. 31). Ils fructifient vers le mois d'avril en produisant un grand nombre de téléospores qui crevassent l'écorce et se montrent à l'extérieur sous forme de petites masses gélatineuses de couleur jaune ou brune. La forme écidienne hétéroïque de ces deux espèces et du *Gym. juniperinum* est

(1) Tulasne. *Ann. des sc. nat.*, t. XIX, 3<sup>e</sup> série, 1853, p. 205.

(2) Ørsted. *Loc. cit.*

très répandue, en été, dans les départements de la Vienne et de la Creuse ; nous en avons récolté de nombreux échantillons.

*Gymnosporangium Sabinæ* Dicks. (1).

Nous avons fourni, au sujet de cette espèce, il y a trois ans, les renseignements suivants (2), auxquels nous ajoutons des figures explicatives :

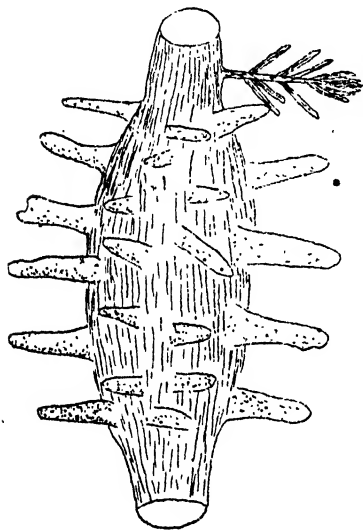


FIG. 31. — Rameau de *Juniperus communis* attaqué par le *gymnosporangium clavariiforme* (grandeur naturelle).

« Les téléutospores (fig. 32) naissent sur une couche hyméniale qui diffère très sensiblement par ses propriétés du stroma mycélien sous-jacent; elle prend une coloration différente sous l'action des réactifs; ainsi, avec le bleu de méthyle, par exemple, elle présente une teinte verte, ainsi que les noyaux, alors que les autres parties du mycelium se colorent en bleu; les noyaux sont gros, nucléolés; le protoplasme disposé en un réseau irrégulier, y est abon-

damment pourvu de matières grasses; dans le reste du mycelium, les noyaux, au nombre de deux par cellule, sont petits et nucléolés, contrairement à ce que nous avons vu tout d'abord.

(1) Nous devons cette espèce et plusieurs autres à l'obligeance de M. Poirault, professeur à l'Ecole de médecine de Poitiers; nous le prions de recevoir l'expression de notre reconnaissance.

(2) Sappin-Trouffy. *Loc. cit.*, Comptes rendus, juin 1893.

« Il est nécessaire de remarquer que chaque cellule hyméniale peut fournir deux ou trois téleutospores ; on

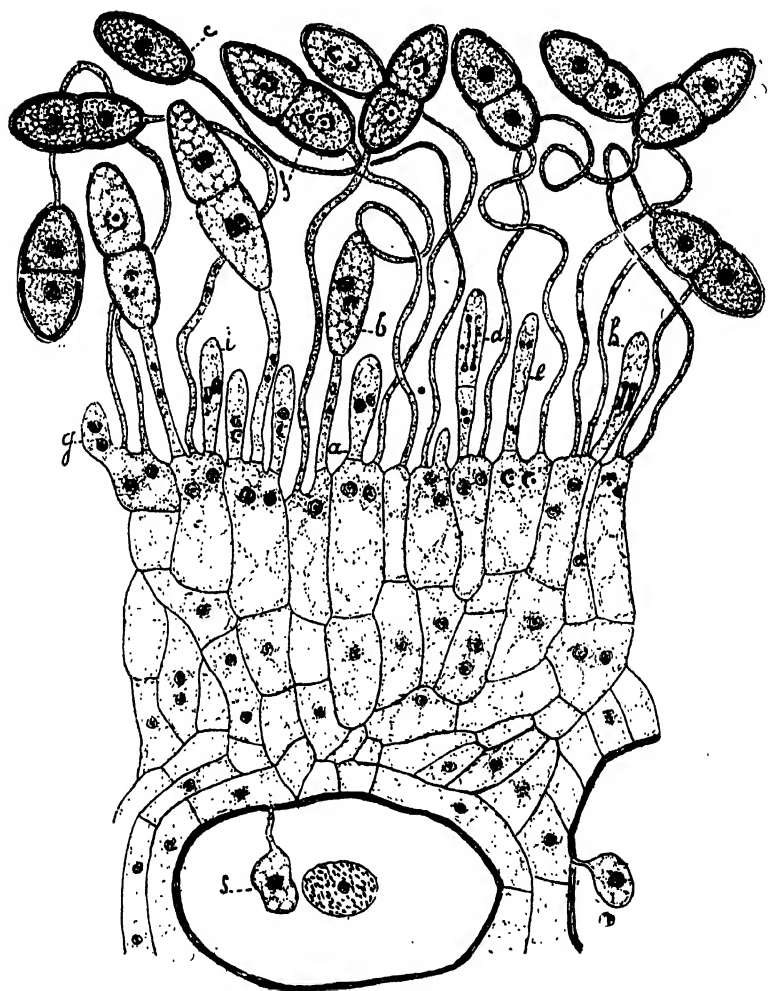


FIG. 32. — *Gymnosporangium Sabine* : portion de sore (grossissement 510).

voit, à un certain moment, que cette cellule produit à sa surface une petite papille dans laquelle s'engage un noyau

de la cellule-mère. La papille s'allonge de plus en plus et en même temps divise son unique noyau (depuis, nous avons démontré que les noyaux étaient d'origine différente), puis se sépare de la cellule-mère, à la base, par une cloison (fig. 32, a) ; chacun des noyaux subit une nouvelle bipartition (fig. 32, e, i, h) accompagnée de la formation d'une cloison délimitant le pédicelle de la spore (fig. 32, b) : spore et pédicelle ont donc chacun deux noyaux. Quelquefois la téléutospore reste à cet état (fig. 32, c), elle est unicellulaire ; le plus souvent, les deux noyaux subissent une dernière bipartition (fig. 32, d) pendant qu'une cloison médiane se forme au milieu. Toutes ces divisions se produisent suivant le mode indirect. La cellule unique ou les deux cellules de la téléutospore ont donc finalement deux noyaux (fig. 32, f) ; ce sont ces deux noyaux qui vont se fusionner pendant la pseudo-fécondation.

« Les noyaux de la téléutospore augmentent de volume ; les nucléoles, si difficiles à apercevoir dans la période végétative, sont ici très développés et ont un contour très net ; pour la fusion, les deux noyaux se placent très près l'un de l'autre, les deux nucléoles se fusionnent en un seul qui devient très gros et alors que les deux masses chromatiques rejoignent leur bord pour entourer ce nucléole unique. Après cette fusion (fig. 33, A), le nucléole tend à reprendre son volume primitif ; la chromatine se dispose en un réseau irrégulier et l'ensemble du noyau prend un aspect spongieux ; son contour est sphérique et il occupe généralement le centre de la cellule ; le protoplasme qui l'environne est disposé en un réseau plus fin.

« Les téléutospores, plongées dans une substance gélatineuse de couleur jaunâtre, ne tardent pas, lorsqu'elles sont humectées, à entrer en germination ; au bout de 12 h., on en observe déjà un certain nombre à divers états ; nous allons indiquer comment les choses se passent.

« Les téléutospores simples possèdent 4 pores (fig. 33, B),

la téléutospore bi-cellulaire en a deux à chaque cellule (fig. 33, C); lors de la germination, le protoplasme se gonflant proémine en papille à chacun des pores (fig. 33, B, C); mais comme le noyau, unique par pseudo-fécondation, ne se divise pas dans la téléutospore, il n'y a qu'une papille

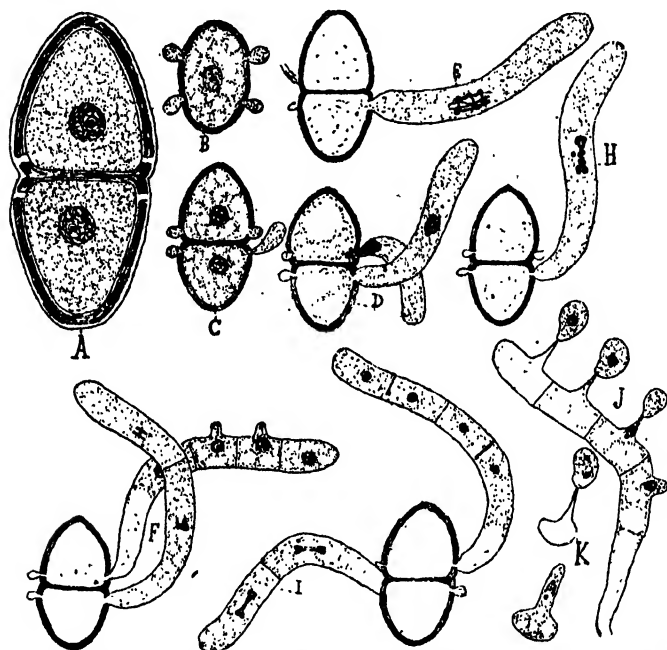


FIG. 33. — *Gymnosporangium Sabinae*. A, téléutospore fécondée (grossissement 1200); B, C, D, E, F, I, J, K, germinations (grossissement 510).

par cellule qui peut se développer en promycelium (fig. 33, D, F). Quand une moitié du protoplasme de la cellule est passée dans le filament germinatif, le noyau s'y engage à son tour en s'étirant et se porte au milieu du filament (fig. 33, D).

« Il subit une première bipartition (fig. 33, E, H) accompagnée de la formation d'une cloison médiane (fig. 33, F, I), qui isole chacun des noyaux; ceux-ci se divisent à leur tour et se trouvent séparés également par une cloison



(fig. 33, I) ; le promycelium est donc constitué par quatre cellules à un seul noyau.

« Chaque cellule du promycelium donne un petit tube grêle qui se renfle au sommet pour former une conidie (fig. 33, J) ; le noyau passe dans ce tube grêle en s'étirant très fortement et arrive au milieu de la conidie, où il reprend sa forme normale. Ces conidies primaires, tombant dans le liquide, donnent des conidies secondaires (fig. 33, K) ; elles émettent un tube qui se renfle presque immédiatement ; le noyau de la conidie primaire en s'y portant se divise, de telle sorte que la conidie secondaire possède deux noyaux comme les cellules ordinaires du mycelium. »

Nous allons maintenant compléter cette étude. Le mycelium occupe toute l'écorce et s'avance jusqu'au voisinage de la zone génératrice du cylindre central ; celle-ci, sous l'influence parasitaire, détache de nombreuses cellules qui produisent l'hypertrophie du rameau.

Les suçoirs sont caractéristiques (fig. 32, s) ; ils sont cylindriques ou vésiculaires et portés sur un pédicule filiforme ; dans la partie renflée, on distingue un noyau.

La papille qui donne naissance à la téléospore reçoit de la cellule-mère deux noyaux et non un seul, comme nous l'avions cru au début de nos recherches (fig. 32, g). Par suite, suivant que la téléospore est simple ou bicellulaire, sa formation a lieu de la même manière que chez l'*Uromyces* ou la *Puccinie*. Les chromosomes sont petits et irréguliers ; les deux figures karyokinétiques sont sensiblement au même niveau et parallèles ; chacune d'elles a d'abord la forme d'un double trait, puis celle d'une halète. Ces différents aspects, qui sont dus à ce que les chromosomes sont très rapprochés, se rencontrent très fréquemment dans les espèces où les noyaux sont petits.

Quand la téléospore est définitivement constituée, elle contient, dans chaque loge, deux noyaux d'origine différente comme chez les *Uromyces* et les *Puccinia*. Ces

noyaux ont également chacun deux chromosomes et ne subissent avant la fusion aucune réduction de la substance chromatique. En conséquence, la fécondation a pour résultat de doubler le nombre des chromosomes dans le noyau sexuel, comparé aux noyaux végétatifs.

Après la fécondation, la paroi de la téléutospore présente les mêmes enveloppes que chez les *Puccinia* ; les pédicelles sont longs, grêles et paraissent se gélifier.

La division du noyau sexuel, à l'intérieur du promycelium, s'effectue partout de la même façon ; nous l'étudierons en détail dans l'espèce suivante.

Les sporidies sont portées en dehors de la substance gélatineuse qui tient unies les téléutospores par le promycelium dont l'allongement devient plus ou moins considérable ; elles se détachent ensuite très facilement de leurs spicules. Nous en avons trouvé des quantités à la surface de l'eau du cristalliseur où se trouvaient placées nos germinations. On conçoit donc que leur transport par le vent puisse s'effectuer très facilement, et, quand leur chute a lieu sur les feuilles du *Pirus communis*, elles développent, dans le mésophylle, un nouveau mycelium qui produit à la face supérieure des spermogonies et à la face inférieure des écides. Cette forme du champignon est souvent désignée sous le nom de *Restœlia cancellata*.

Nous allons indiquer sommairement la structure histologique de cette nouvelle formation ; mais voyons d'abord quels en sont les caractères.

Le parasite forme, à la face inférieure de la feuille, de petites tumeurs qui se couvrent d'éminences coniques correspondant à autant d'écides (fig. 34, o). Les cellules du pseudo-peridium (fig. 34, q) sont polyédriques ; examinées à un fort grossissement, elles ont une paroi épaisse qui présente de nombreuses stries. Le pseudo-peridium s'ouvre par des fentes latérales (fig. 30, p), par où sortent les spores.

Examinons maintenant la section d'une feuille malade.

Les cellules du mycelium n'ont qu'un noyau qui se divise isolément à l'extrémité des tubes. Les chromo-

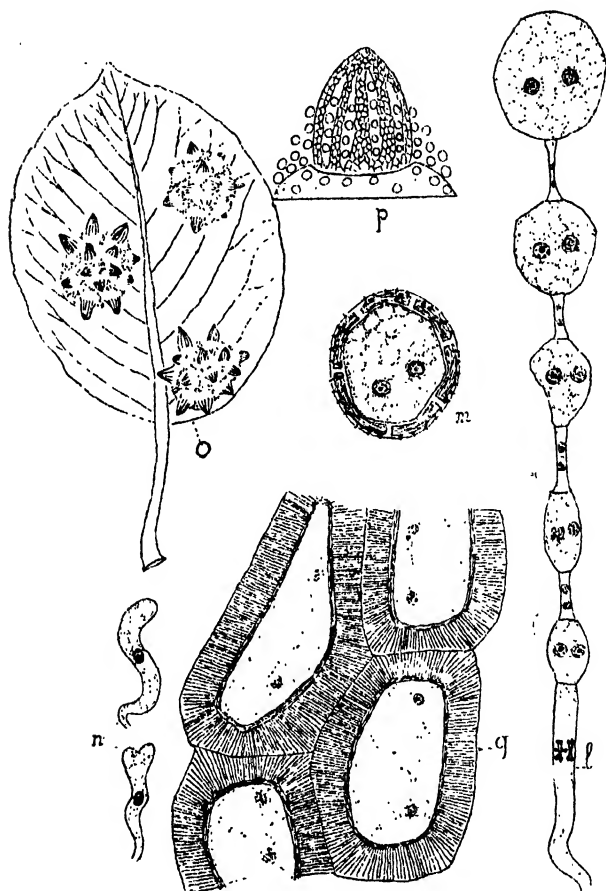


FIG. 34. — *Rostalia cancellata* : o, feuille de Poirier contaminée ; p, écide isolée (grossissement 80) ; n, écidiospore ; q, cellules du pseudo-peridium (grossissement 850) ; n, suçoirs ; l, filament sporifère isolé (grossissement 450).

somes sont très rapprochés, parallèles ou en forme d'X. Les suçoirs (fig. 34, n) sont de forme variable ; ils ne contiennent qu'un seul noyau.

Les spermogonies ont la même forme que chez le *P. Gra-*

*minis*, mais elles sont plus grandes. Dans les tubes, on ne trouve, comme partout ailleurs, qu'un seul noyau qui se divise un certain nombre de fois pour former un nombre correspondant de spermaties.

Les filaments sporifères qui donnent naissance aux écidiospores sont longs et étroits (fig. 34, *l*) ; la division des noyaux générateurs s'y produit comme dans les autres écides. Les cellules intercalaires sont, au contraire, fortement allongées ; elles contiennent deux petits noyaux. A la maturité, les écidiospores ont un aspect particulier ; elles sont pourvues, contrairement à ce que nous venons de voir dans les autres genres, d'une forte membrane cutinisée percée de 8 à 12 pores germinatifs (fig. 34, *m*) ; au centre, on trouve deux noyaux placés à quelque distance l'un de l'autre et plongés dans un protoplasme vacuolaire. L'existence d'une paroi épaisse, protégeant le protoplasme, semble bien confirmer les observations de M. G. Poirault sur la germination tardive des spores de cette espèce (1).

*Gymnosporangium clavariæforme* Jacq.

Les téléutospores se distinguent de celles de l'espèce précédente par leur forme allongée et étroite, mais leur formation a lieu de la même façon.

Le mycelium qui les produit mérite une attention particulière, car nous n'avons trouvé une pareille structure dans aucune des espèces que nous venons d'examiner.

Les filaments mycéliens qui se trouvent pendant toute l'année sur les rameaux du *J. communis* sont larges et ramifiés (fig. 35) ; leur paroi est épaisse et jaunâtre, ce qui leur donne un aspect caractéristique. Cet épaississement

(1) G. Poirault : *Germination tardive des spores de Restetia cancellata* (Journal de Bot., VI, p. 59).

des tubes, qui a été signalé pour la première fois par de Bary (1) dans le *Peridermium elatinum* et quelques autres espèces, semble appartenir en propre aux mycelium vivaces ; cependant ces formations sont loin d'être constantes ; ainsi, dans le *G. Sabinæ* qui passe l'hiver sur le *J. Sabina*, nous n'avons trouvé rien d'analogue.

Les noyaux du thalle sont relativement gros et d'une étude facile ; ils sont au nombre de deux par article ; leur



FIG. 35. — Filaments à paroi épaissie du *Gymnosporangium olavariziforme* (grossissement 850).

bipartition paraît se produire en même temps. A l'état de repos, ils comprennent une masse granuleuse disposée en réseau à mailles étroites ; au centre, on distingue un petit nucléole. Leur volume augmente rapidement dans la téléutospore et ils ne tardent pas à se fusionner deux à deux dans chacune des loges. Le noyau sexuel se constitue, comme partout ailleurs, avec quatre chromosomes ; il devient presque aussi gros que chez les Phanérogames ; il est sphérique et occupe le centre de la loge (fig. 35). Le nucléole est petit et situé sur l'un des côtés de la substance chro-

matique. La charpente chromatique est constituée par un filament pelotonné qui contient une rangée de petites granulations. Nous ne saurions dire avec certitude si ce filament est unique ou composé de plusieurs segments, car il est tellement entortillé qu'il nous a été impossible de le suivre dans toute sa longueur ; cependant l'existence d'un seul filament nous paraît plus probable que celle de plusieurs segments.

Examinons maintenant les phénomènes qui accompagnent la fusion des noyaux et qui se passent en dehors de la téléutospore, dans le promycelium : c'est là que nous

(1) A. de Bary. *Loc. cit.*

trouverons l'explication d'une véritable fécondation. En effet, si le noyau sexuel formait par division équationnelle les 4 noyaux des sporidies, ces derniers renfermeraient le même nombre d'éléments que le premier ; par suite, la substance chromatique augmenterait à chaque cycle de développement. Nous allons voir qu'il subit au préalable deux bipartitions successives : la première est réductionnelle du nombre des chromosomes, la seconde réductionnelle de la quantité de la substance chromatique. Cette étude a porté sur des promycelium qui avaient 15 heures de germination.

Lors de la première division, laquelle se produit au milieu du promycelium, les grains de chromatine se rapprochent et se fusionnent, de sorte que le filament augmente d'épaisseur, en même temps il devient très sensible aux réactifs. Bientôt la membrane nucléaire disparaît et le nucléole, qui était placé sur le côté dans le noyau à l'état de repos, se perd dans le protoplasme granuleux du tube. A ce moment, les replis du filament, alors contracté, sont anguleux et le noyau prend un aspect hérissé (fig. 37, a). En A (fig. 37), nous avons dessiné divers aspects répondant à ce stade. Peu après, il apparaît, au centre du réseau, un axe de substance incolore qui paraît provenir du noyau et qui sert à diriger la substance chromatique (fig. 37, g).

Alors la charpente chromatique s'allonge et se coupe suivant cet axe en deux moitiés sensiblement égales, comme dans une division ordinaire. Les segments de chaque moitié se rapprochent, se fusionnent de manière à donner naissance à deux chromosomes moniliformes qui restent encore quelque temps réunis par de fins trabécules de

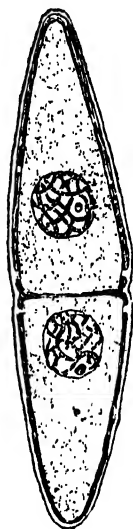


FIG. 36. — Téléospore du *Gymnosporangium clavariæforme* (grossissement 900).

linine. Comme le noyau sexuel résulte de l'union de deux

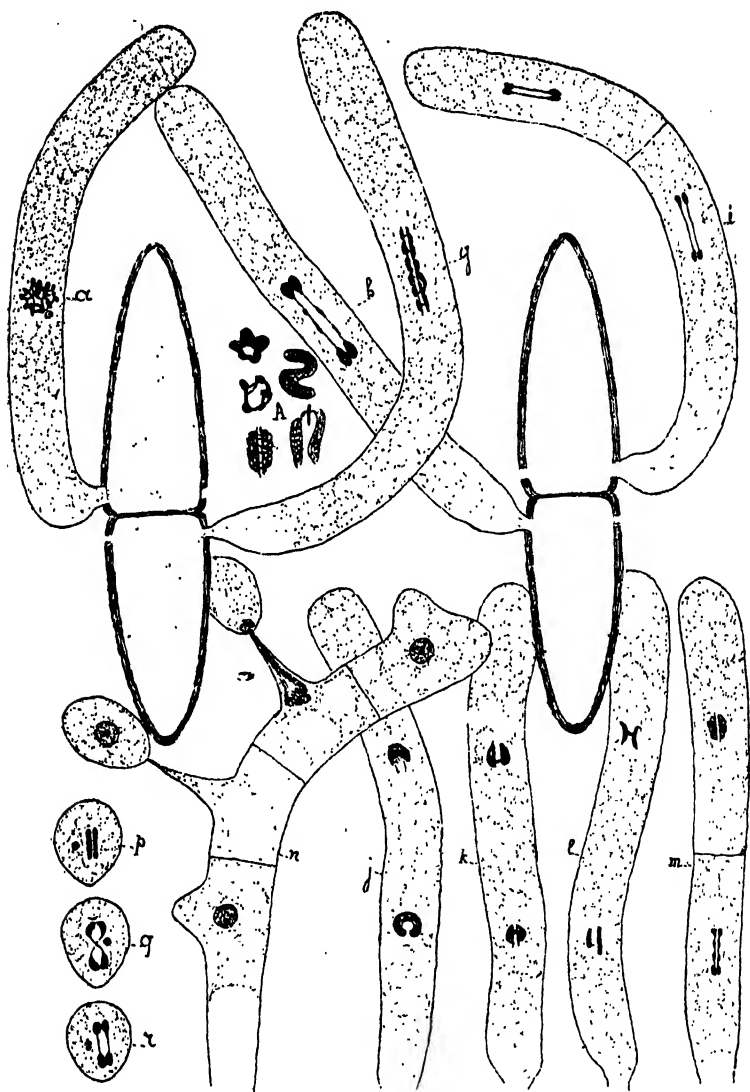


FIG. 37. — *Gymnosporangium olavariforme* : germinations (grossissement 900).

noyaux entiers contenant chacun deux chromosomes et

que lui-même, au moment de sa division, n'en présente plus que deux, on voit que le nombre des chromosomes se trouve réduit de moitié. Ce résultat est obtenu par l'union deux à deux des quatre chromosomes; par contre, les deux nouveaux chromosomes sont deux fois plus gros que dans les noyaux végétatifs. Ces deux chromosomes sont situés à droite et à gauche de l'axe de substance incolore et allongés suivant la ligne des pôles.

A partir de cet instant, la substance chromatique abandonne l'équateur et reflue aux deux extrémités de l'axe (fig. 37, *h*). Bientôt, à chacun des pôles, il se forme deux nouveaux chromosomes piriformes dont les pointes sont tournées vers l'équateur et qui ne sont plus réunis que par quelques trabécules qui finissent par se rompre. Finalement ces corps s'unissent deux à deux par leur partie renflée et donnent naissance à deux noyaux-filles qui, le plus souvent, sont en forme de croissant, de fer à cheval (fig. 37, *j*) ou de peloton (fig. 37, *m*). A part la réduction du nombre des chromosomes, cette première division est identique à celle d'un noyau de structure normale.

A peine cette division est-elle achevée, que les noyaux de la première génération commencent aussitôt une nouvelle division (fig. 37, *k, l, m, j*). Ces noyaux ne passent donc pas à l'état de repos pour compléter par la nutrition leurs éléments, d'où il résulte qu'ils sont dépourvus de nucléole et de membrane. La substance chromatique n'augmente pas de volume; par conséquent les chromosomes sont moitié plus petits que ceux du noyau générateur (comparez les figures 37, *h*, et 37, *i*). Cependant la division n'en présente pas moins la même marche et les mêmes caractères. Les deux chromosomes se retrouvent dans chacun des noyaux de la seconde génération avec une quantité de chromatine réduite au quart de ce qu'elle était dans le noyau sexuel.



Au total les 4 noyaux du promycelium, dérivés de l'œuf, se constituent avec deux fois moins d'éléments chromatiques et sont ainsi ramenés à la structure normale des noyaux du thalle : ce sont ces noyaux qui, une fois séparés à l'aide de 3 cloisons, engendrent les 4 sporidies ou embryons (fig. 37, *n*). Ils sont d'abord très petits, mais ils augmentent rapidement de volume en passant à l'état de repos. Ils s'étirent en passant à travers le spicule, mais, arrivés dans les sporidies, ils reprennent leur forme sphérique.

La sporidie se détache et germe en donnant un tube qui se couronne d'une sporidie secondaire ; en même temps son noyau se divise en deux autres. La division se produit soit dans le tube, soit dans la sporidie secondaire.

La substance chromatique se rassemble de nouveau en deux masses latérales parallèles ou en forme de 8 (fig. 37, *p, q*) ; quant au nucléole, il reste placé sur le côté de la figure karyokinétique jusqu'à la fin de la division. La séparation de chacune des masses chromatiques ou chromosomes a lieu, comme dans les exemples précédents, suivant la ligne de l'équateur (fig. 37, *r*). A chacun des pôles, on trouve bientôt deux chromosomes secondaires qui s'unissent latéralement pour former deux noyaux-filles. Ce même mode de division se retrouve dans la forme écidienne qui porte le nom de *Restœlia lacerata* ; la division ne devient double et simultanée qu'au moment de la formation de l'écide, et elle se continue ainsi jusque dans la téléutospore, sans réduction aucune de la substance chromatique. Il s'en suit que la fécondation, ainsi que nous l'avons déjà indiqué, a pour résultat d'unir deux individualités différenciées par un grand nombre de générations, et de doubler dans l'œuf la substance chromatique ; inversement la formation des 4 noyaux embryonnaires aux dépens de deux bipartitions successives se succédant sans intervalle de repos a pour effet de régulariser cette même substance

qui tendrait à augmenter à chaque cycle de développement.

L'écide et la spermogonie présentent sensiblement les mêmes caractères histologiques que dans le *Gym. Sabinæ*; elles se développent sur les feuilles, les tiges et les fruits du *Cratægus oxyacantha* (fig. 38, A). Les tissus de la plante sont fortement hypertrophiés; le thalle s'avance jusque dans les vaisseaux du bois. Les tubes n'offrent aucune analogie avec ceux qui produisent les téléutospores; ils sont d'abord moins larges, puis ils ne présentent aucun épaissement dans leur paroi.

Le seul caractère qui permette de reconnaître cette maladie de celle que nous venons d'étu-

dier sur le Poirier réside dans le pseudo-peridium qui, au lieu de s'ouvrir par des fentes latérales, se résout sur les côtés en lanières (fig. 38, B).

Dans la germination de l'écidiospore, nous n'avons obtenu qu'un très petit nombre de filaments germinatifs

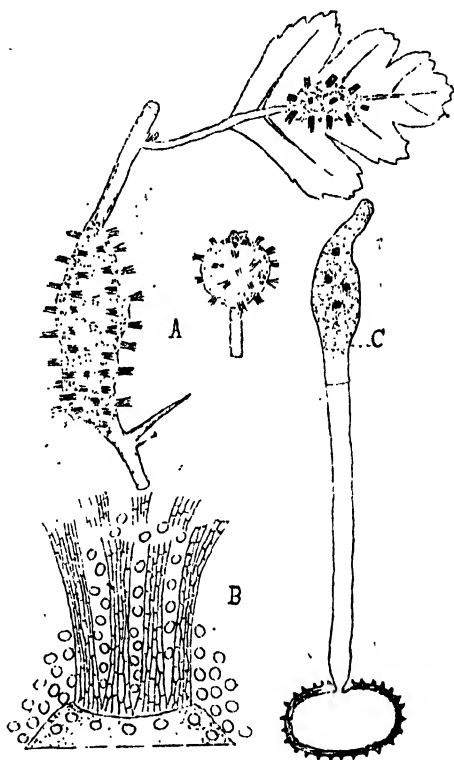


FIG. 38. — *Restelia lacustris*: A, tige, feuille et fruit du *Cratægus oxyacantha* contaminés (grandeur naturelle); B, écide isolée (grossissement 80); C, filament germinatif de l'écidiospore (grossissement 450).

ces filaments restent simples ou se renflent à leur extrémité (fig. 38, C). Dans le renflement, on remarque 4 petits noyaux qui viennent de se former.

*Gymnosporangium juniperinum* Linn.

Les observations sur cette espèce n'ont porté que sur

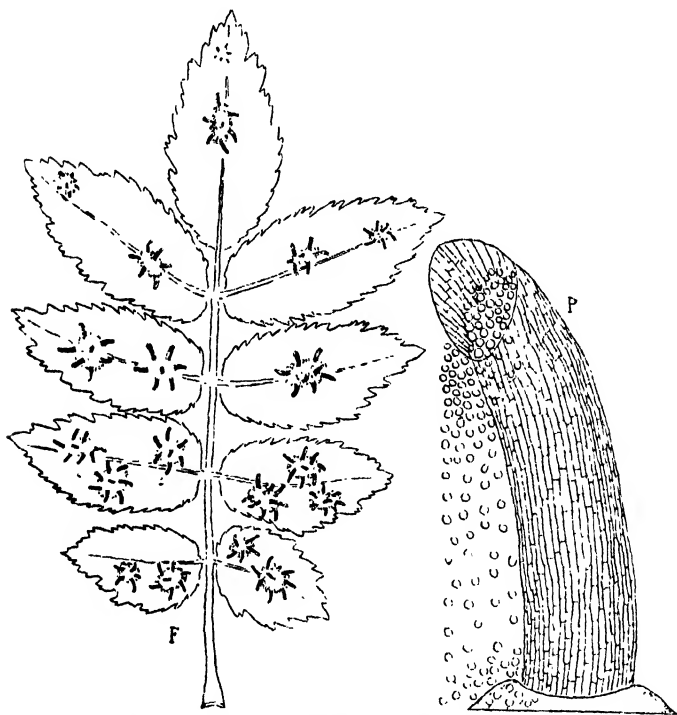


FIG. 39. — *Restœlia cornuta*; F, feuille de *Sorbus aucuparia* contaminée (grandeur naturelle); P, écide isolée (grossissement 80). Réd. 113.

la forme écidienne qui s'établit, durant l'été, sur *Sorbus torminalis* et *Sorbus aucuparia*. Cette maladie, qui est aussi connue sous le nom de *Restœlia cornuta*, se distingue des *Restœlia cancellata* et *Restœlia lacerata* par son pseudo-peridium qui est allongé et recourbé en forme de corne

(fig. 39, F) ; il s'ouvre au sommet pour laisser tomber les écidiospores (fig. 39, P). Ces formations ont la même origine et la même structure que dans le *Gym. Sabinæ*. Les cellules du pseudo-peridium sont rectangulaires et intimement soudées par leurs faces latérales.

Au moment de la récolte, nous avons semé, à plusieurs reprises, les écidiospores à la surface de l'eau contenue dans des soucoupes, mais sans obtenir aucun résultat ; la germination ne paraît s'effectuer que plus tard.

D'une manière générale, les *Restœlia* se distinguent des autres formes écidiennes par la présence d'un pseudo-peridium très développé et celle de spores à paroi épaisse et à germination tardive ; à part cela, le rôle du noyau est toujours le même.

En ce qui a trait aux phénomènes de réduction de la substance chromatique dont nous venons d'établir le siège dans le promycelium, il est facile de voir qu'ils sont identiques à ceux qu'on observe lors de la formation des noyaux copulateurs chez les animaux et les plantes supérieures ; nous en fournirons la preuve dans nos conclusions générales.

Jusqu'ici, dans les Cryptogames cellulaires, la réduction de la substance chromatique avait passé pour ainsi dire inaperçue. Le seul exemple sur lequel on ait quelques renseignements à ce sujet nous est fourni par les *Closterium*.

D'après M. Klebahn, le noyau sexuel des *Closterium* se comporte d'une façon remarquable (1). Au moment de la germination de la zygospore, il subit, comme dans le promycelium, deux bipartitions successives. Pendant ce temps, le contenu de la zygospore se divise en deux masses ren-

(1) Klebahn : *Ueber die zygosporen einiger conjugaten* (Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft, 1888, p. 160).

*Studien über zygoten* (Pringsheim's Jahrbücher, Bd. XXII).

fermant chacune deux noyaux. De ces noyaux, l'un grossit, tandis que l'autre diminue de volume et finit par disparaître complètement, de sorte que les deux nouveaux embryons résultant de la division de la zygospore ne renferment chacun qu'un seul noyau.

M. Hertwig (1) pense qu'il s'agit ici d'un véritable phénomène de réduction de la substance chromatique, analogue à celui qui se produit au moment de la maturation de l'ovule et de la formation des spermatozoïdes. Tandis que chez les animaux la réduction se produit avant la fécondation, chez les *Closterium*, elle a lieu après la fusion des noyaux.

Il y a évidemment là un phénomène qui rappelle de près ce que nous venons d'indiquer dans le promycelium. La seule différence que l'on remarque résulte de ce fait que, chez les *Closterium*, deux des noyaux disparaissent sans qu'on puisse en expliquer la cause. Mais quel que soit de l'avenir réservé à cette question, notre travail répond pleinement à la manière de voir de M. Hertwig. Nous verrons, dans la suite, que la réduction de la substance chromatique après la fécondation est un phénomène d'ordre général en relation avec le mode de germination de l'œuf.

---

(1) Consulter : Henneguy. *Leçons sur la cellule ; morpholog. et reproduction*, p. 429.

## CHAPITRE IV.

### GENRE TRIPHAGMIUM LINK.

Les *Triphragmium* sont caractérisés par des téléutospores pédicellées, formées de trois cellules disposées en triangle, une en bas, deux en haut; les spermogonies sont aplaties en assiette, les écides manquent de pseudo-peridium.

Ce genre ne comprend qu'un très petit nombre d'espèces; nous en avons récolté deux, ce sont: le *Triphragmium Ulmariae* et le *Triphragmium Isopyri*.

#### *Triphragmium Ulmariae* Schum.

Le *Triphragmium Ulmariae* végète pendant les mois d'avril et de mai sur les rameaux et les feuilles de *Spirea Ulmaria*. La description des appareils de fructification, ainsi que la germination de l'urédospore et de la téléutospore, ont été indiquées par Tulasne (1). Plowright, dans un ouvrage plus récent, a montré également que chaque loge de la téléutospore germait en émettant un promycelium qui se couronnait de quatre sporidies (2). Nos recherches ont porté principalement sur la structure histologique de la téléutospore qui, par sa forme, établit le passage des Puccinies aux Phragmidès.

Nous avons représenté, figure 40, une coupe transversale d'un sore contenant des téléutospores à divers états

(1) Tulasne. *Loc. cit.*

(2) Plowright. *Id.*

de développement ; il suffit de les comparer entre elles pour avoir une idée exacte de leur formation. La même figure nous indique également l'aspect du mycelium et des suçoirs dans le parenchyme de la feuille malade.

Mais la figure 41 est beaucoup plus explicative en ce qui concerne la genèse des téléospores, elle va nous

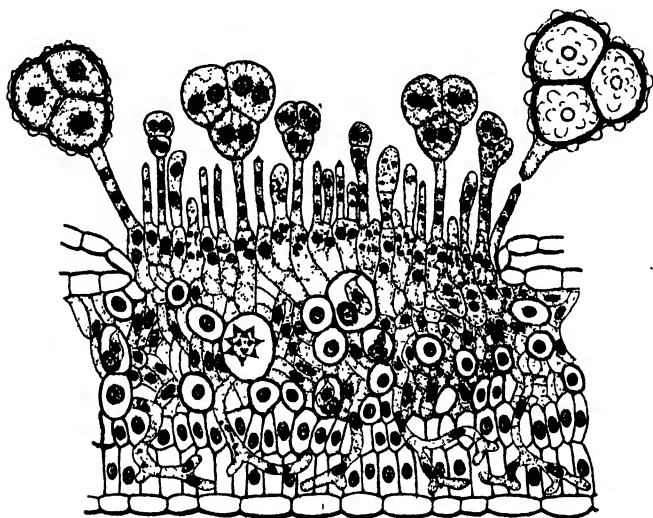


FIG. 40. — *Triphragmium Ulmariae* : téléospores (grossissement 450).

permettre de suivre la marche des noyaux dans ces formations.

Le début de la téléospore est le même que dans les genres que nous venons d'examiner. La division des noyaux de la papille est simultanée et dans chaque noyau on remarque deux chromosomes. Dans la suite, les différentes loges se forment de haut en bas et non de bas en haut, comme chez les Puccinies.

Avant la première division, la papille s'allonge et se renfle à son extrémité. Les noyaux qui, jusqu'ici, étaient placés l'un au-dessous de l'autre, se portent au même niveau et se divisent chacun en deux autres (fig. 41, A, B).

La cloison médiane, qui sépare les deux groupes de noyaux-filles, isole une première cellule terminale à deux noyaux. Bientôt la cellule inférieure (fig. 41, C) proémine en papille et rejette la cellule terminale sur le côté; en même temps, les noyaux subissent chacun une nouvelle bipartition, accompagnée d'une cloison oblique à l'axe et perpendiculaire aux deux figures karyokinétiques (fig. 41, D). La téléutospore se complète ensuite par une dernière bipartition des noyaux inférieurs, avec formation d'une

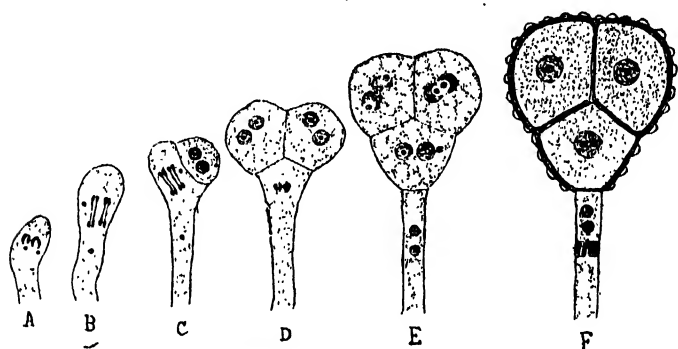


FIG. 41. — A, B, C, D, divers stades de formation de la téléutospore du *Triphragmium Ulmariae*; E, F, fécondation (grossissement 700).

cloison transversale, délimitant deux nouvelles cellules. On obtient ainsi (fig. 41, E) 3 cellules disposées en triangle, deux en haut et une en bas : cette dernière repose sur la quatrième qui devient le pédicelle. On voit donc par cette description que le développement de la téléutospore est basipète et que chacune des quatre cellules renferme deux noyaux différenciés par un certain nombre de générations.

Les figures karyokinétiques sont parallèles et se succèdent chaque fois avec intervalles de repos dans les noyaux-filles inférieurs. Les deux nucléoles sont placés sur le côté et restent visibles jusqu'à la fin de l'anaphase. A ce stade, quand les chromosomes sont très rapprochés, la



double figure karyokinétique prend la forme de deux hal-tères. Les premiers stades sont rapides et difficiles à apercevoir. Il arrive, parfois, que toutes les divisions se produisent perpendiculairement au grand axe ; dans ce cas, les cellules restent directement superposées comme chez les Phragmides. D'autres fois, il peut y avoir réduction dans le nombre des divisions, alors la téléutospore ne comprend qu'une ou deux loges. Ces différentes modifications servent à établir les affinités des Triphragmes avec les genres voisins.

Au fur et à mesure que la téléutospore grandit, les noyaux des loges augmentent de volume et deviennent très gros ; leur contour est sphérique et d'une grande netteté. Un mélange d'hématoxyline de Böhmer et de phénol leur donne une très belle coloration. Dans le pédicelle, ils n'augmentent pas de volume et conservent la même taille que ceux du mycelium.

La fécondation s'opère partout de la même façon et avec les mêmes caractères ; toutefois, ici, les nucléoles abandonnent souvent la substance chromatique avant la copulation et se montrent sur le côté (fig. 41, E). Ils rappellent, à s'y méprendre, ces corpuscules spéciaux qui ont reçu le nom de centrosomes. Ces nucléoles extra-nucléaires sont très facilement colorables et se montrent dans le protoplasme entourés d'une zone claire.

La fusion des noyaux commence en même temps que la cutinisation et dans l'ordre de la formation des loges (fig. 41, E). La substance chromatique se dispose en un réseau irrégulier et s'entoure à la périphérie d'une mince membrane (fig. 41, F). Au centre, on distingue, pendant quelque temps, les nucléoles des noyaux copulateurs, mais ces corps ne tardent pas à se fondre en un nucléole unique qui occupe le centre du noyau. A ce moment, le protoplasme de la cellule resserre ses mailles et passe à l'état de repos. La paroi de chacune des loges se cutinise fortement et pré-

sente au centre de sa face externe un seul pore germinatif de forme circulaire; elle porte en outre à sa surface des épaississements hémisphériques qui lui donnent un aspect chagriné. Les trois loges restent de plus enveloppées par la membrane primitive du tube qui s'est dilatée en forme de poche pour suivre l'accroissement de la téléutospore.

Le pédicelle reste court et ne subit aucune cutinisation; mais on remarque, vers son extrémité, un bouchon de matière transparente (fig. 41, F). La téléutospore, qui se détache en ce point, emporte dans sa chute l'extrémité du pédicelle, tandis que la base reste adhérente à la cellule hyméniale (fig. 40).

Dans nos préparations, nous avons trouvé en outre quelques urédospores, mais leur développement n'offre rien de particulier. Elles sont petites et échinulées à leur surface; à l'intérieur, il existe deux noyaux très rapprochés l'un de l'autre. Les paraphyses sont rares; quand elles existent, elles sont claviformes et transparentes.

### *Triphragmium Isopyri* Mouy.

Cette espèce se développe également au printemps sur les feuilles et les tiges de l'*Isopyrum thalictroïdes*. La présence du parasite se traduit sur la plante par de nombreuses hypertrophies qui se couvrent de téléutospores.

Les noyaux ont sensiblement la même taille et la même structure que dans l'espèce précédente; mais nous avons pu suivre leur division dans le thalle et dans les téléutospores.

Dans le thalle, la division se produit isolément; en conséquence, les cellules intercalaires n'ont le plus souvent qu'un seul noyau nucléolé. Ce noyau est allongé suivant le grand axe de la cellule, il remplit la cavité du tube. La division ne devient double et simultanée que peu de temps

avant la formation des téléutospores dans les cellules qui forment la couche hyméniale.

Le phénomène de la division est surtout intéressant à suivre dans la papille hyméniale (fig. 42). Les coupes sont généralement très faciles à obtenir et à colorer. On peut donc, sans difficulté sérieuse, suivre tous les détails de cette division. C'est dans cette espèce que nous avons trouvé pour la première fois les plus beaux exemples de la division simultanée. Mais le développement des téléu-

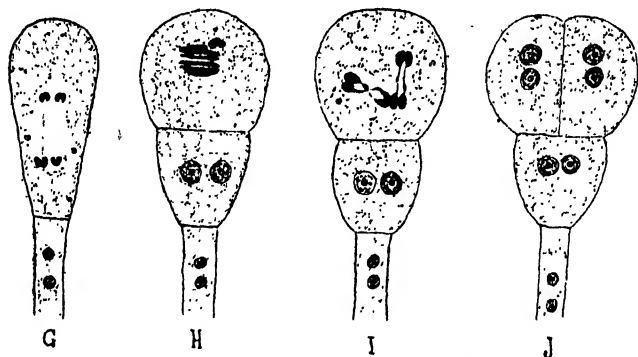


FIG. 42. — Divers stades de formation de la téléutospore du *Triphragmium isopyri* (grossissement 700).

tospores, au lieu d'être basipète, est basifuge, par suite les bipartitions des noyaux vont se succédant dans les noyaux-filles supérieurs, comme chez les Puccinies.

Les deux premières divisions sont d'abord perpendiculaires au grand axe et accompagnées de cloisons transversales (fig. 42, G, H). On obtient ainsi trois cellules disposées en série linéaire contenant chacune deux noyaux; puis la cellule terminale (fig. 42, H, I) divise une dernière fois ses deux noyaux dans le sens de la longueur et forme au milieu une cloison qui délimite à droite et à gauche deux nouvelles cellules à deux noyaux (fig. 42, J). Ce dernier mode de division a pour résultat de fournir trois

cellules disposées en triangle. Au moment de la prophase, la substance chromatique de chaque noyau s'allonge en forme de navette et se partage en même temps au moyen d'un axe de substance transparente en deux chromosomes parallèles renflés vers l'équateur. Ces corps s'étranglent peu à peu au milieu et chaque moitié se porte en sens opposé vers les pôles (fig. 42, I). Après l'union des chromosomes secondaires, les noyaux-filles ont la forme d'arc ou de croissant: ils sont réunis par l'axe de substance incolore qui finit par disparaître.

Les chromosomes du même noyau ne sont pas toujours parallèles, ils peuvent prendre quelquefois la forme d'un 8 (fig. 42, I). Quant aux deux figures karyokinétiques, elles sont tantôt parallèles entre elles, tantôt en forme de V (fig. 42, G, H, I). Dans toutes ces divisions, les nucléoles se colorent difficilement et disparaissent de bonne heure dans le protoplasme de la cellule. La fécondation s'opère comme dans le *Triphragmium Ulmariae* et au même moment; chaque loge présente 3 ou 4 pores germinatifs; la surface est chagrinée, les pédicelles sont longs, minces et dépourvus de bouchon gélatineux.

Enfin, pour terminer ce qui a trait aux espèces de ce genre, il est bon de rappeler que le développement de la téléutospore est tantôt basipète, tantôt basifuge; par suite, il se rattache d'une part à celui des Puccinies, de l'autre à celui des Phragmidès que nous allons étudier.

---

## CHAPITRE V.

### GENRE PHRAGMIDIUM LINK.

Les Phragmides se distinguent des genres précédents par leurs téléutospores qui sont formées d'une file de 4 à 11 cellules ; de plus, les sores sont entourés d'une couronne de paraphyses claviformes recourbées à l'intérieur du sore. Les spermogonies et les écides présentent les mêmes caractères que chez les Triphragmes.

Nos observations, sur ce genre, ont porté sur le *Phragmidium Rubi* et le *Phrag. subcorticium* qui, tous les deux, ont déjà fait l'objet de nombreuses recherches ; mais c'est surtout aux travaux de Tulasne (1) que nous devons de connaître la structure et la germination des spores.

#### *Phragmidium Rubi* Pers.

Le *Phragmidium Rubi*, que nous avons choisi comme type de cette étude, est très commun sur les feuilles du *Rubus fruticosus* ; il commence sa période végétative vers le mois de mai et la termine en automne.

Les noyaux ont à peu près la même taille et la même structure que chez les Triphragmides. Leur division s'effectue de même suivant deux modes différents : elle est isolée dans le mycelium qui produit la spermogonie, elle devient, ensuite, double et simultanée dans l'écide, et se continue ainsi à travers l'urédospore jusque dans la dernière loge de la téléutospore. Il en résulte que les noyaux du mycelium sont d'abord uniques, puis groupés par

(1) Tulasne. *Loc. cit.*

deux dans la même cellule. Dans le premier cas, ils sont allongés et souvent en voie de division; dans le second, au contraire, leur contour est sphérique. Ces différents aspects du noyau paraissent dus, en partie, à une modification de son activité qui serait plus grande au début que vers la fin de la période végétative. Quant aux phénomènes de division simultanée, ils succèdent régulièrement et sans transition apparente à la division normale d'un seul noyau. Il faut donc en conclure que la simultanéité n'a d'autre but que d'amener une différenciation

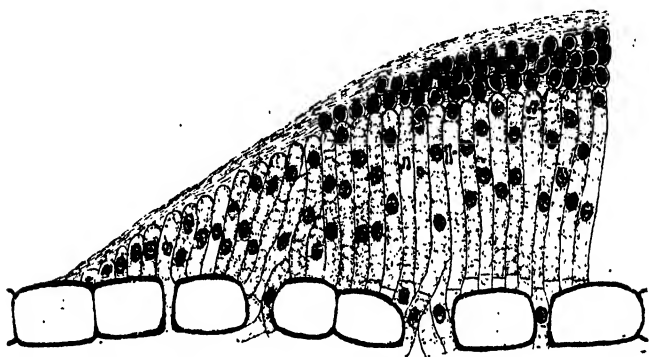


FIG. 43. — *Phragmidium Rubi* : portion de spermogonie (grossissement 600).

dans les éléments nucléaires; par suite, on ne saurait mettre en doute l'individualité des noyaux du même article.

Les suçoirs sont ovoïdes ou cylindriques, souvent même recourbés du côté du noyau de la cellule hospitalière.

La spermogonie est aplatie et dépourvue de poils stériles. Elle s'établit le plus souvent à la face supérieure de la feuille, au-dessus des cellules épidermiques qui se trouvent plus ou moins dissociées par les tubes mycéliens qui convergent en ce point. La figure 43 nous représente une portion de cet appareil où nous avons mis en relief les caractères que nous venons d'indiquer. Les spermaties

ont la même origine et la même structure que dans les autres espèces, mais elles sont ici relativement grosses et faciles à étudier.

L'écide s'étend beaucoup en surface ; elle se développe

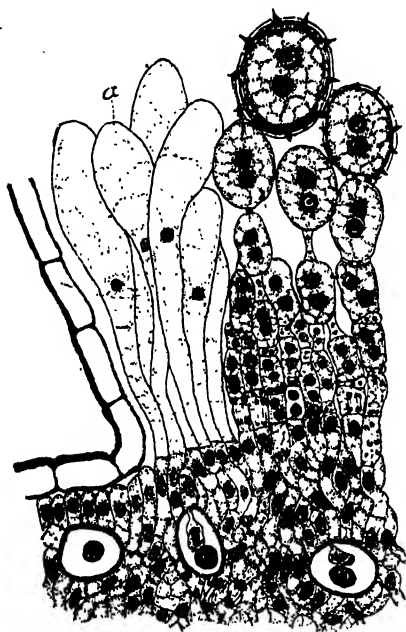


FIG. 44. — *Phragmidium Rubi* : portion d'écide (grossissement 600).

à la face inférieure de la feuille, au-dessous de l'épiderme qu'elle rejette sur les côtés. Dans l'examen de la coupe ci-contre (fig. 44), nous n'avons remarqué dans la marche des noyaux aucune anomalie apparente. Les figures karyokinétiques des noyaux générateurs sont sensiblement au même niveau ; elles sont parallèles entre elles ou en forme d'X. Les chromosomes du même noyau sont très rapprochés et paraissent se couper en leur milieu. Les spores se disposent en série de quatre ou cinq à l'extré-

mité de chaque filament sporifère. Elles sont elliptiques ou sphériques et échinulées à leur surface ; les noyaux sont gros et nucléolés, leur contour est exactement sphérique ; le protoplasme qui les entoure forme un réseau à larges mailles. Les cellules intercalaires sont aplaties ou cylindriques et ne tardent pas à se gélifier. Le pseudo-peridium manque et se trouve quelquefois remplacé par des poils stériles simples (fig. 44, a) qui ne renferment qu'un seul noyau irrégulier ; ces poils sont transparents, leur contenu est aqueux.

La formation des urédospores précède toujours celle des téléutospores. Dans la figure 45, ce n'est plus seulement un fragment que nous avons représenté, mais un sore tout entier, contenant à la fois des urédospores et des téléutospores entourées de paraphyses transparentes et recourbées du côté des spores. Le massif qui forme la base de chaque sore est convexe et porte une multitude de cellules allongées suivant la hauteur. Ces cellules offrent à leur sommet deux noyaux générateurs compris dans un protoplasme granuleux. Ce sont ces noyaux (fig. 46) qui se divisent un certain nombre de fois pour donner un nombre correspondant d'urédospores, ainsi que nous l'avons indiqué chez l'*Uromyces Betæ*. A

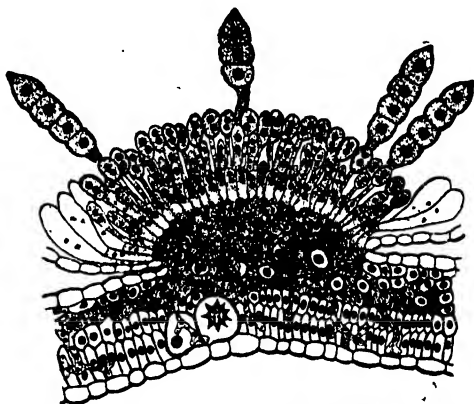


FIG. 45. — Sore mixte du *Phragmidium Rubi* (grossissement 80).

la maturité, l'urédospore, comme l'écidiospore, présente à son centre deux gros noyaux, toujours très rapprochés l'un de l'autre, mais qui n'éprouvent aucune fusion. Le protoplasme forme tout autour un réseau dont les mailles sont remplies de globules oléagineux. L'endospore se colore fortement sous l'influence de l'hématoxyline alunée et affecte un contour fort irrégulier, surtout dans les jeunes spores.

L'exospore est percée de huit petits pores que nous avons mis en évidence en traitant les spores par l'hématoxyline de Grenacher; après coloration intense, nous les avons écrasées dans la glycérine. Le nombre et la position de chacun étaient indiqués par autant de petits points



transparents qui n'avaient pas subi l'action du réactif.

Les épines sont peu nombreuses et ne dépassent pas la membrane primordiale du tube. La désarticulation de l'urédospore se fait à l'extrémité du pédicelle. Les paraphyses (fig. 46, *P*) sont légèrement renflées et recourbées à leur sommet; elles renferment deux petits noyaux

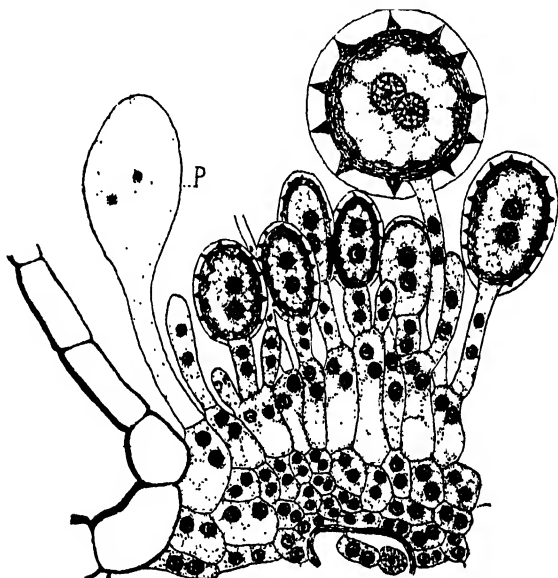


FIG. 46. — *Phragmidium Rubi* : portion de sore contenant des urédospores (grossissement 850).

plongés dans un contenu aqueux. Ces corps forment une couronne autour des urédospores et servent à les protéger.

Les urédospores germent facilement sur l'eau; chacune d'elles émet un ou deux tubes dont un seul reçoit le protoplasme et les noyaux (fig. 47). Ces derniers y cheminent quelque temps l'un au-dessous de l'autre, puis ils se portent au même niveau (fig. 47, A). A ce moment, chacun d'eux se divise en deux autres qui se séparent en deux groupes.

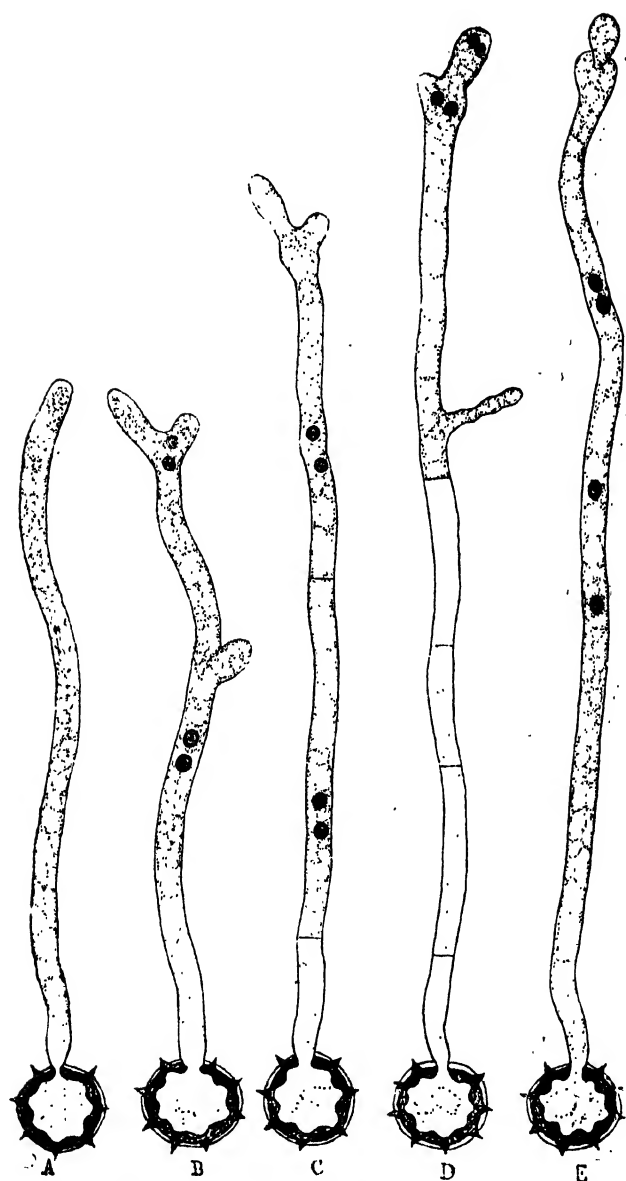


Fig. 47. — *Phragmidium Rubi* : germination de l'urédospore (grossissement 510).

Les cloisons s'établissent généralement en arrière du protoplasme (fig. 47, D); cependant, dans quelques cas, il existe une cloison médiane entre les deux groupes de noyaux-filles (fig. 47, C), mais cette cloison ne se forme que quelque temps après la karyokinèse. Le filament ne reste pas toujours simple, il peut aussi se ramifier (fig. 47, B, C, D) ou se renfler à son extrémité (fig. 47, E). Le renflement donne à son tour une ou deux papilles; dans ce dernier cas, l'une s'atrophie. Nous voyons donc que cette germination a une grande analogie avec celle de l'écidiospore de l'*Uromyces Erythronii* et avec celle de l'urédospore du *Puccinia Graminis* et du *P. Polygoni* que nous avons étudiées dans les deux premiers chapitres.

Les téléutospores se forment à la fin de la végétation; elles prennent souvent naissance au milieu des urédospores (fig. 45), mais elles peuvent aussi former en d'autres points des sores entièrement indépendants. Dans l'un et l'autre cas, les cellules hyméniales présentent la même structure et se comportent de la même façon que celles des urédospores.

Les téléutospores sont très favorables à l'examen des phénomènes de fécondation, mais leur développement offre beaucoup de difficulté, car les papilles sont étroites et bien difficiles à distinguer. On peut, néanmoins, obtenir de bonnes préparations en faisant à travers les sores des coupes très minces que l'on colore par un mélange de phénol et d'hématoxyline. On lave ensuite au phénol et on examine immédiatement dans ce même liquide ou dans la glycérine. C'est en employant ce procédé que nous avons pu, au moyen d'un grand nombre de préparations, identifier le développement du Phragmide à celui du Triphragme de l'Ulmaire; mais il y a un point sur lequel il importe de fixer l'attention dès à présent, c'est que, contrairement à ce qui a lieu chez ce dernier, toutes les doubles bipartitions

des noyaux de la papille sont perpendiculaires au grand axe, aucune n'est oblique.

Nous avons représenté (fig. 48) une portion de sore

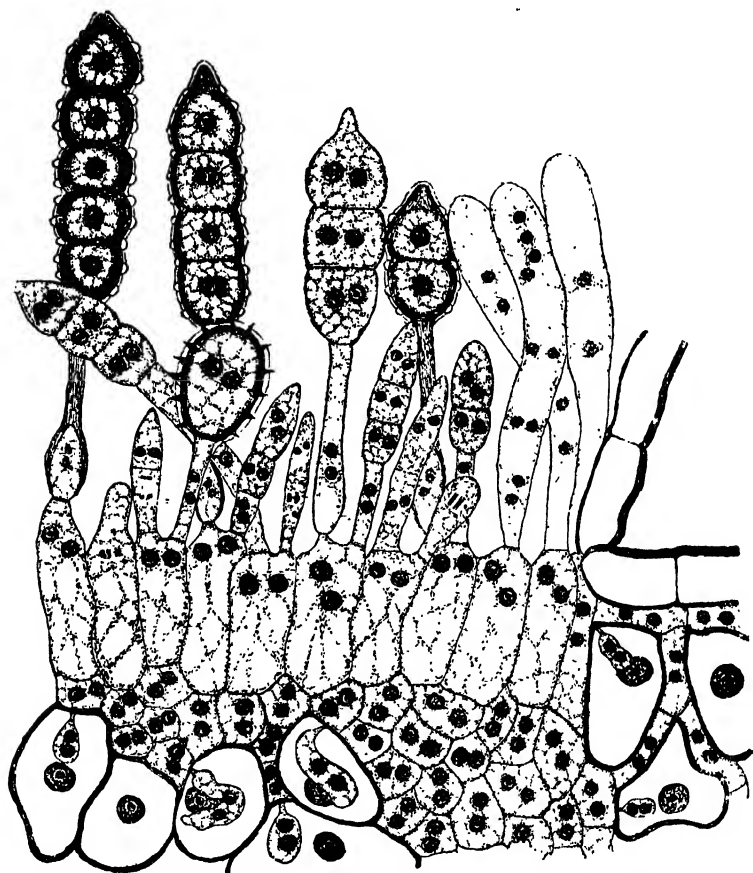


FIG. 48. — *Phragmidium Rubi* : portion de sore contenant des téléospores à tous les stades de développement (grossissement 600).

pour montrer comment les divisions se produisent et se succèdent dans les noyaux-filles inférieurs. A chaque division correspond ainsi la formation d'une cloison transversale qui délimite de haut en bas des cellules à deux

noyaux. On s'explique ainsi la disposition en série linéaire des différentes loges de la téléutospore. La cellule inférieure se forme la dernière, elle est allongée et donne le pédicelle.

Le nombre des loges est ordinairement de trois ou quatre; mais ce nombre peut varier de deux à cinq, suivant que les noyaux de la papille ont subi un plus ou moins grand nombre de bipartitions. Ces noyaux sont d'abord superposés à cause de l'étroitesse du tube, mais au moment de la division, ils se portent au même niveau.

Durant les premières phases de la division, la substance chromatique de chacun d'eux affecte d'abord la forme d'un croissant et abandonne le nucléole sur le côté. Puis ce croissant paraît se couper en deux moitiés ou chromosomes qui se rapprochent en s'étirant suivant le grand axe. A ce moment, chaque noyau a la forme d'un double trait. Plus tard la substance chromatique se retire vers les pôles et chaque chromosome donne naissance à deux chromosomes secondaires qui s'unissent deux à deux, tout en restant reliés entre eux par de fins trabécules. Alors les noyaux ont la forme de deux haltères dont chaque masse, devenue libre, fournit un nouveau noyau.

Les deux noyaux-filles supérieurs qui s'isolent à l'aide d'une cloison donnent directement les noyaux de la première loge, tandis que les deux inférieurs, après avoir repris la taille des noyaux générateurs, se divisent de nouveau suivant le même procédé que nous venons d'indiquer, avec formation d'une seconde cloison transversale. Les mêmes phénomènes se répètent ainsi un certain nombre de fois et nous arrivons à la constitution définitive de la téléutospore. Les figures karyokinétiques sont parallèles et très près l'une de l'autre; elles ont sensiblement la même taille que dans l'écide. En conséquence, on n'observe, dans les noyaux, aucune réduction de la substance chromatique.

Quand les noyaux ont achevé leur division, la téléutospore grandit et atteint au bout de peu de temps sa taille normale. Les noyaux des différentes loges grossissent dans les mêmes proportions, tout en gardant un contour bien défini au sein d'un protoplasma à larges mailles. La fécondation s'opère dans chaque loge comme nous l'avons vu dans les autres espèces; la figure 49 nous indique les différents stades de cette fusion. Il nous a semblé toutefois que les chromosomes de chaque noyau formaient deux masses irrégulières qui s'unissaient d'abord deux à deux, puis complètement en formant un mince réseau chromatique limité à la périphérie par une membrane nucléaire. Les nucléoles restent quelque temps distincts, mais leur fusion est toujours complète dans la téléutospore mûre. Pendant ce temps, le protoplasme de la cellule change d'aspect, il resserre peu à peu ses mailles et l'œuf, ainsi constitué, passe à l'état de vie latente.

A ce moment, la paroi des loges est fortement cutinisée et porte, comme chez les *Triphragmes*, de petites masses hémisphériques qui lui donnent un aspect chagriné ou variqueux. A l'extérieur il existe, en outre, la membrane primordiale de la papille qui se moule sur les dif-

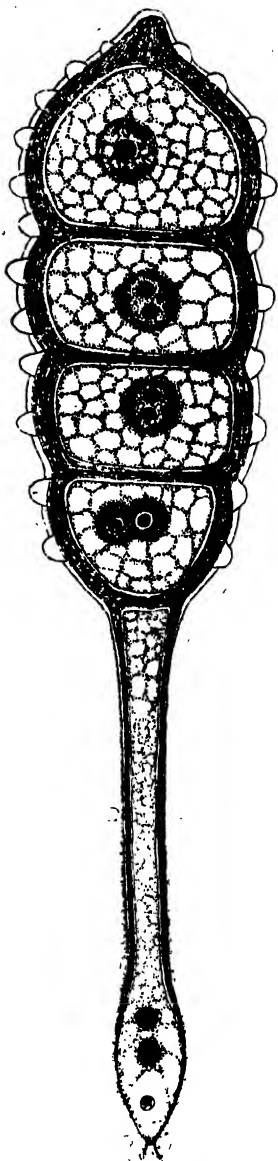


FIG. 49. — Téléutospore du *Phragmidium Rubi*: fécondation (grossissement 1650).

férentes loges, et à l'intérieur le protoplasma reste entouré par une troisième membrane qui est l'endospore.

Les pores (fig. 50) sont au nombre de quatre pour chaque loge et sont disposés en croix.

Les pédicelles (fig. 48) sont ici fortement cutinisés et séparés de la cellule hyméniale par un étranglement; la base est élargie et présente un espace fusiforme dans lequel on distingue du protoplasme et deux noyaux. Ces noyaux sont ceux du pédicelle qui ont été refoulés vers la base par suite de la cutinisation.

Les paraphyses qui accompagnent sur les côtés les téléutospores renferment de deux à dix noyaux sans aucune séparation; leur paroi est mince et ne se colore pas par les réactifs.

La plupart des téléutospores, que nous venons d'examiner dans

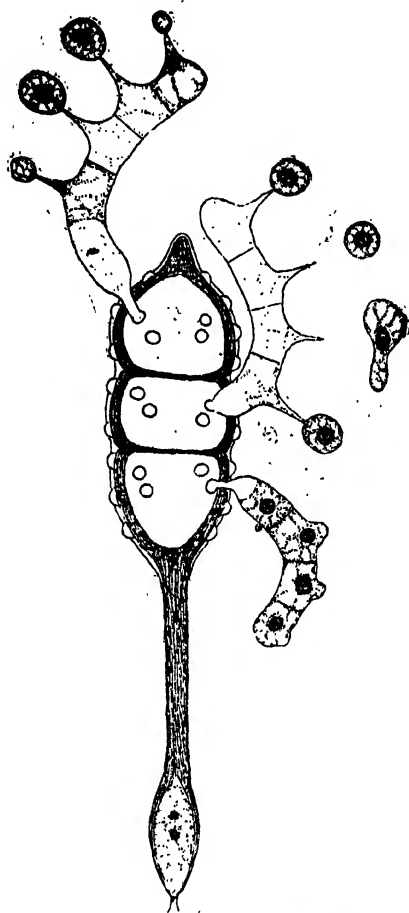


FIG. 50.— Téléutospore du *Phragmidium Rubi*: germination (grossissement 700).

les chapitres précédents, ne germent pas immédiatement et les *Phragmidium* en sont un exemple, car la germination ne paraît avoir lieu qu'au printemps. A cette époque, on les trouve, pendant les journées humides, en

pleine voie de germination sur les feuilles de la Ronce. Nous n'avons eu à notre disposition qu'un assez petit nombre de promycelium, mais la division du noyau sexuel

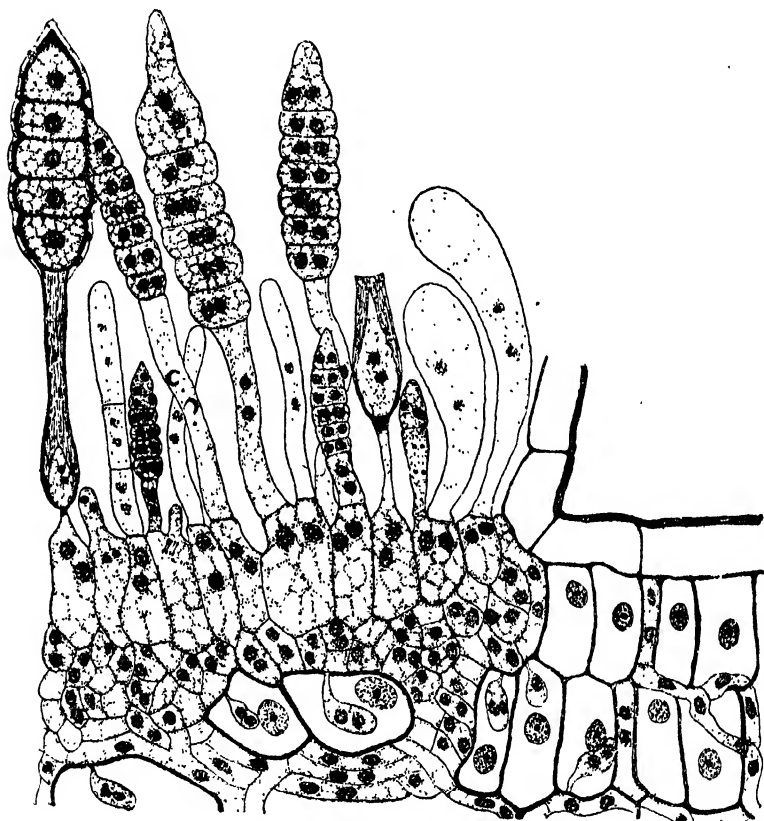


FIG. 51. — *Phragmidium subcorticium* : portion de sore contenant des téléospores à tous les stades de développement (grossissement 600).

paraît se faire suivant le procédé que nous avons indiqué chez les *Gymnosporangium*.

Les sporidies (fig. 50) ont un contour arrondi et ne reçoivent de la cellule promycélienne qu'un seul noyau qui a la même taille et la même structure que ceux du



mycelium. La sporidie germe en donnant un petit tube dans lequel se portent le protoplasme et le noyau.

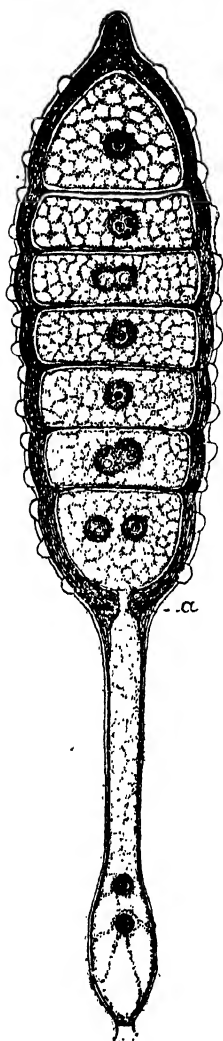


FIG. 52. — Téléospore du *Phragmidium subcorticium* : fécondation (grossissement 1550).

*Phragmidium subcorticium*

Schrank.

Chez le *Phrag. subcorticium*, les premiers appareils ont une grande analogie avec ceux du *Phrag. Rubi* ; ils se montrent vers la même époque et occupent la même position sur la feuille du Rosier. L'évolution du noyau donne lieu également aux mêmes observations. La division simultanée commence dans l'écide et se continue ensuite jusqu'à la fin de la période végétative ; la parenté des noyaux de chaque article diminue en quelque sorte avec l'âge et la répétition du phénomène. Les noyaux du thalle sont petits et leur contour est souvent irrégulier : dans l'écidiospore et l'urédospore, ils augmentent rapidement de volume, mais le nucléole se trouve placé sur le côté, quelquefois même en dehors de la substance chromatique.

La figure 51 représente une partie de sore sur laquelle nous avons indiqué les différents états de développement de la téléospore. On constate sans difficulté que la marche des noyaux est la même que dans le *Phragmidium* de la Ronce, mais que les loges sont plus serrées et plus nombreuses. Ces loges sont

d'autant plus jeunes qu'on se rapproche davantage de la base. Après la dernière bipartition, la téléutospore grossit, son pédicelle s'allonge et les noyaux augmentent de volume. Ces derniers sont disposés en deux séries parallèles.

La figure 52 nous indique les différents aspects de la fusion des noyaux, celle-ci commence au sommet et s'étend progressivement vers la base dans l'ordre de la formation des loges. En a se trouve un petit canal qui fait communiquer la cavité du pédicelle avec la dernière loge. Les téléutospores sont entremêlées de paraphyses droites ou courbes qui contiennent, avec des granulations éparses de protoplasme, deux noyaux à contour indécis. Certaines présentent même un plus grand nombre de noyaux qui se trouvent isolés par groupe de deux à l'aide de cloisons transversales. On peut donc les considérer comme des téléutospores atrophiées. Quant aux autres détails, ils rappellent ce que nous avons vu dans le *Phrag. Rubi*. En un mot, le développement du phragmide est exclusivement basipète comme dans le *Triphragmium Ulmariae*. De plus, avec ces espèces, nous avons terminé ce qui a trait aux téléutospores pédicellées. Dans les espèces suivantes, les téléutospores sont sessiles.

---

## CHAPITRE VI.

### GENRE MELAMPSORA CAST.

Les *Melampsora* sont représentés par des téléutospores unicellulaires et sessiles réunies sous forme de croûte noirâtre au-dessous de l'épiderme.

Tulasne (1) a bien établi la morphologie de ces parasites ; nous suivrons de près sa description, en y ajoutant les détails relatifs à l'histologie.

Ces champignons sont très répandus pendant la saison d'été sur les Saules, Peupliers, Trembles, Bouleaux, etc. ; les urédospores deviennent parfois si nombreuses qu'elles donnent une coloration jaune d'or à la face inférieure des feuilles qui les portent. C'est au mois d'août que ces champignons atteignent leur plus grand développement, et c'est à cette époque que nous avons récolté les *M. Helioscopiæ*, *M. farinosa*, *M. Vitellinæ*, *M. Tremulæ*, *M. populina*, *M. betulina*.

Pour l'étude des cinq premières espèces, nous choisirons comme type le *M. Helioscopiæ* qui se développe sur *Euphorbia dulcis* ; quant au *M. betulina*, où les sores sont entourés d'un pseudo-peridium, nous en donnerons plus loin la description.

#### *Melampsora Helioscopiæ* Pers.

La figure 53 représente une coupe transversale d'une feuille d'Euphorbe passant par le milieu d'un sore. Sur

(1) Tulasne. *Loc. cit.* : *Second Mémoire sur les Urédinées et les Ustilaginées*, pages 94-103, 133-135.

ce dessin, on remarque de petites urédospores échinulées et surmontées de paraphyses capitées qui servent à les protéger. Cette forme de paraphyses paraît spéciale aux *Melampsora*, car, jusqu'ici, nous n'avons trouvé aucune production semblable parmi les espèces des autres genres. Ces paraphyses présentent au sommet une large dilatation en forme de vessie supportée par un pédoncule sans cavité. Dans la partie renflée, qui se trouve limitée par une paroi épaisse et lisse, on observe quelques trai-

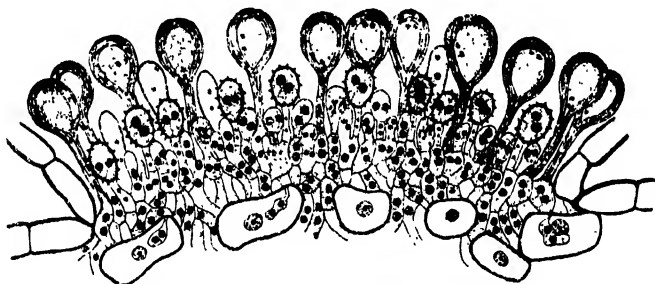


FIG. 53. — *Melampsora Helioscopiae* : urédospores (grossissement 450). Réd. 1/4.

nées de protoplasme avec deux noyaux en voie de disparition. A côté de celles-ci, on en remarque d'autres plus petites qui sont en train de se former. Ce sont des papilles ordinaires, dont les noyaux ont perdu la propriété de se diviser une seconde fois, qui s'allongent peu à peu et qui se rétrécissent à leur base.

Les urédospores renferment, comme partout ailleurs, deux noyaux nucléolés, à contour arrondi, placés côte à côte et reliés à la paroi par des trabécules de protoplasme.

Les noyaux du thalle sont d'une taille relativement faible, mais en revanche ils se montrent avec beaucoup de netteté. A l'état de repos, ils sont sphériques et se montrent avec un contour bien défini, tandis qu'au mo-

ment de la division, ils deviennent irréguliers et allongés. Ils sont au nombre de deux par article et leur division est synchronique.

Cette division est en tout semblable à celle que nous avons décrite dans les chapitres précédents, mais les chromosomes sont plus petits et difficiles à bien distinguer. Elle se rencontre aussi bien dans l'urédospore que dans la téléutospore, ce qui fait que cette forme du champignon nous a semblé constituée par deux rangées parallèles de

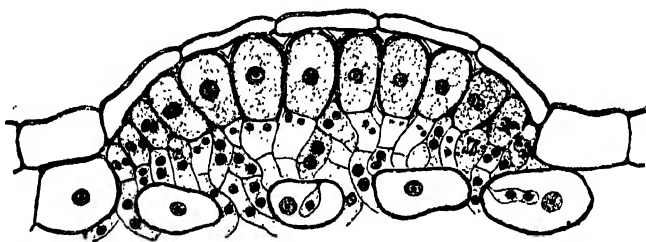


FIG. 54. — *Melampsora Helioscopiae* : téléutospores (grossissement 510).

noyaux. Nous verrons dans la suite de ce chapitre quel parti on peut tirer de cette particularité en faveur des phénomènes d'hétéroécie.

Les téléutospores n'apparaissent qu'au moment où les feuilles commencent à jaunir et s'établissent entre le tissu lacuneux et l'épiderme inférieur de la feuille. Le développement offre une grande analogie avec celui des *Uromyces*, aussi nous contenterons-nous d'en faire connaître les principaux caractères génériques.

On peut suivre tous les stades de formation dans la même préparation (fig. 54) ; au centre, il existe des téléutospores fécondées ; plus loin, les noyaux copulateurs sont encore en présence ; enfin, on remarque çà et là des extrémités de filaments où les noyaux sont en voie de division.

Le tube générateur est court et légèrement renflé à son

extrémité. Au milieu des granulations qui le remplissent, on distingue deux noyaux qui se divisent bientôt en deux autres. La cloison transversale qui apparaît au milieu isole une cellule terminale à deux noyaux : c'est dans cette cellule que se produisent les phénomènes de fécondation. La cellule inférieure, au lieu de s'allonger en un pédicelle, comme chez les *Uromyces*, reste rudimentaire, et après un temps plus ou moins long, elle finit par se détruire ; par suite, les téléutospores demeurent cachées au-dessous de l'épiderme qu'elles compriment vers l'extérieur.

A la maturité, les téléutospores restent unies entre elles sous forme de tache noirâtre ; elles ne présentent plus qu'un seul noyau à contour sphérique, plongé dans un protoplasme à mailles étroites. L'exospore se cutinise, sauf en face du pore terminal d'où s'échappe le promycelium.

Les taches, d'abord petites, deviennent peu à peu confluentes et donnent un aspect noirâtre à la feuille qui les porte.

*M. populina* Jacq., *M. Vitellinæ* D. C., *M. Tremulæ* Tul., et  
*M. farinosa* Pers.

Les détails histologiques et les phénomènes de fécondation que nous venons de passer en revue dans le *M. Helioscopiæ* se montrent avec les mêmes caractères dans les *M. populina*, *M. Tremulæ*, *M. Vitellinæ* et *M. farinosa*. Ces espèces ne semblent différer entre elles que par des rapports de forme et de dimension. Les fructifications se développent également à la face inférieure des feuilles, excepté dans le *M. farinosa* où les téléutospores se forment entre l'épiderme supérieur et le tissu en palissade.

Les téléutospores sont hibernales et leur germination est

difficile à obtenir. Pour réussir, il faut se rapprocher autant que possible des conditions naturelles qui président au maintien de la vie et à la reprise de son activité ; une dessiccation ou une hydratation trop prolongée détruisent le protoplasme.

Si on veut réaliser ce milieu, on doit, ou bien placer les téléutospores, au fur et à mesure qu'on les ramasse, dans un endroit un peu ombragé, à l'air libre, ou bien n'effectuer ses récoltes qu'au mois de février ou de mars, quand la végétation commence à se manifester. A ce moment, on prend les feuilles contaminées une à une et on les place au laboratoire à côté d'un robinet d'où s'échappe un mince filet d'eau destiné à maintenir une humidité constante. Dans ces conditions, on obtient bientôt, à la surface des feuilles, une abondante formation de promycelium dont on peut suivre assez facilement tous les stades de développement. C'est ainsi que nous avons obtenu, au mois de mars dernier, la germination des *M. Vitellinæ* et *M. Tremulæ*.

On est averti de la mise en activité du protoplasme par un changement de coloration.

Pendant la période de repos, le protoplasme est incolore, mais, au moment de la germination, il devient jaune-orangé, ce qui fait que l'émission des promycelium, dans lesquels il pénètre, se traduit par une sorte de poussière jaunâtre qui tranche nettement sur le fond obscur des feuilles mortes.

En ce qui concerne le noyau sexuel, on ne pourrait que répéter ce qui a été dit précédemment au sujet de sa division dans les promycelium. D'ailleurs, comme il n'est pas très volumineux, son étude est plus difficile et se montre peu favorable à l'observation des phénomènes de karyokinèse.

Le dessin que nous donnons ci-contre a été pris sur le *M. Tremulæ*. Le promycelium est régulièrement cloisonné

en quatre cellules; il est régulier, droit ou courbe. Les sporidies sont sphériques. Les noyaux embryonnaires ont une structure qui rappelle celle des noyaux du thalle.

Dans certains cas, lorsque l'humidité devient trop abondante, les cellules promycéliennes se dissocient et chacune d'elles se comporte comme nous l'avons indiqué pour le *P. Malvacearum*.

La germination de l'urédospore de ces différentes espèces ne semble pas, non plus, présenter des caractères histologiques qui lui soient particuliers. En effet, nous avons fait germer celles du *M. populina* et nous avons pu constater que la marche du noyau dans le filament germinatif était la même que celle que nous avons fait connaître sur le *P. Graminis*, le *P. Polygoni*, et le *Phrag. Rubi*. Ce tube peut rester simple sans produire de vésicules, ou engendrer de nombreux rameaux, comme l'a montré Tulasne.

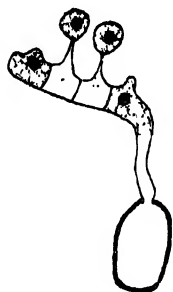


FIG. 55. — *Melampsora Tremulae*: germination de la téléospore (grossissement 510)

### *Melampsora betulina* Pers.

Nous devons maintenant donner quelques détails sur le *M. betulina*, où la présence d'un pseudo-peridium fournit un caractère spécifique important.

Les appareils de fructification occupent sur la feuille la même position que chez le *M. Helioscopiæ*. Nous avons représenté (fig. 56) une des formes qu'on peut rencontrer dans la même préparation vers la fin de la végétation.

Les noyaux du thalle sont petits et sphériques; on en trouve deux par article, situés à peu de distance l'un de l'autre. Parfois, ils se montrent au même niveau, ce qui nous porte à croire que leur division se produit en même



temps et qu'ils n'ont pas la même origine. Les suçoirs ont régulièrement deux noyaux ; ils sont courts, mais d'une grande netteté. Les urédospores se dressent au centre de la coupe et sont protégées par un mince pseudo-peridium qui s'ouvre au sommet par un pore cilié. Elles sont elliptiques et échinulées à leur surface ; à l'intérieur, on remarque deux noyaux et un protoplasme vacuolaire. Quand elles sont devenues libres, elles s'échappent par l'ouverture du sommet. Les pédicelles sont généralement plus

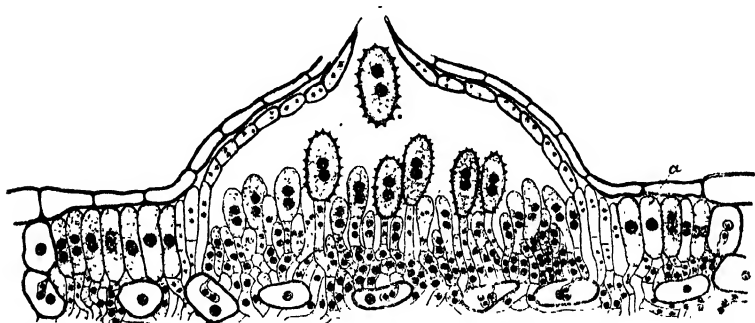


FIG. 56. *Melampsora betulina* : urédospores et téléospores (grossissement 510).  
Réd. 1/3.

courts que dans les autres *Melampsora*. Le pseudo-peridium est beaucoup moins développé que dans une écide, les cellules sont petites et ne présentent pour ainsi dire pas d'épaississement. De plus, il est accompagné tout autour d'une couronne de poils stériles qui présentent une ou deux cloisons transversales. Entre les cloisons, on distingue deux noyaux qui disparaissent sans avoir augmenté de volume. Enfin, l'épiderme, soulevé peu à peu, se déchire en face du pore et se réduit en lambeaux.

Les téléospores peuvent se développer en un point quelconque entre l'épiderme et le tissu lacuneux ; sur la figure 56, a, elles se montrent sur les côtés du sore ; leur apparition a lieu un peu avant la chute des feuilles.

Les noyaux du tube générateur jouent le même rôle que

dans le *M. Helioscopiæ*, mais, au moment de la karyokinèse, ils sont très rapprochés à cause de l'étroitesse du filament.

Les phénomènes de fécondation se présentent avec des caractères fort nets et les noyaux copulateurs sont, parmi les *Melampsora*, ceux qui se prêtent le mieux à ce genre d'observation ; cette particularité est due à la faible épaisseur de la membrane cutinisée qui se laisse pénétrer facilement par les réactifs. Nous n'avons représenté (fig. 56, a) que quelques-uns des stades qu'on peut trouver dans la même préparation.

Les deux noyaux sont d'abord superposés et peuvent atteindre un assez gros volume; puis, en même temps qu'ils se rapprochent, les membranes nucléaires disparaissent. Quand ils sont arrivés au contact, la fusion de la substance chromatique ne tarde pas à se produire, englobant dans sa masse les deux nucléoles qui se fondent bientôt en un seul. Lorsque la pénétration est achevée, le noyau sexuel s'entoure d'une nouvelle membrane, il est sphérique ou allongé, suivant le grand axe. Pendant ce temps, le protoplasme, de vacuolaire qu'il était, resserre ses mailles et se dispose sous forme de petites granulations jusqu'au moment de la germination.

Dans cette espèce, les téléutospores sont étroites et allongées, suivant la hauteur; elles adhèrent entre elles par leurs faces latérales et sont cachées, comme dans les autres *Melampsora*, par l'épiderme.

La germination de ces corps se produit vers la même époque que celle des autres *Melampsora*; nous l'avons également obtenue au laboratoire en plaçant les feuilles à côté d'un mince filet d'eau.

Au moment de l'émission des promycelium, le protoplasme de chaque téléutospore reprend sa coloration jaunâtre qu'il avait perdue, en partie, durant la période de repos, il absorbe de l'eau et redevient vacuolaire. On voit

bientôt apparaît vers le sommet un tube dans lequel s'engagent les granulations et le noyau sexuel. La division de ce dernier est soumise aux mêmes règles que dans les autres promycelium que nous venons d'examiner ; mais le mode de cloisonnement présente souvent moins de régularité.

Il est facile de nous rendre compte de cette particularité en examinant la figure ci-dessous.

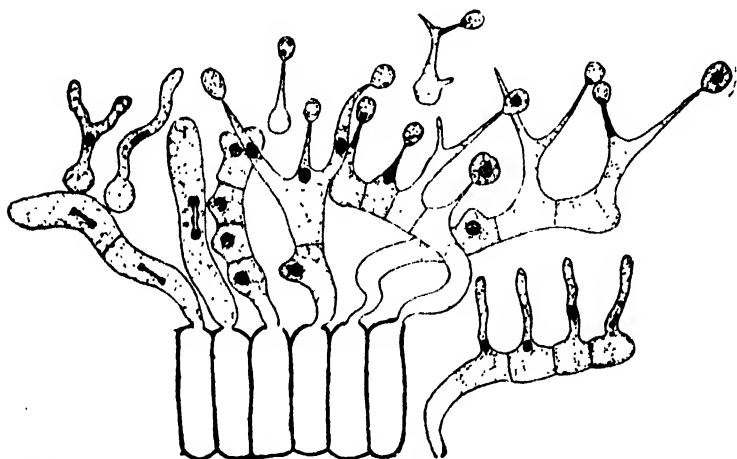


FIG. 57.—Téleutospores de *Melampsora betulina* : germinations (grossissement 600).

En effet, on voit un certain nombre de cellules terminales contenant deux et même trois noyaux sans aucune séparation.

Qu'arrive-t-il alors ? La chose est très simple. C'est que la cellule, au lieu de ne produire qu'une seule sporidie, en fournit autant qu'elle renferme de noyaux. Il en résulte que le nombre des sporidies est intimement lié à celui des noyaux du promycelium, et ce sont ces noyaux qui en sont la cause déterminante. Cela est si vrai que certains spicules, bien que ne recevant qu'un seul noyau, peuvent ici se diviser en ramuscules, mais il n'y

en a toujours qu'un seul qui se couronne d'une sporidie.

La sporidie est sphérique; elle germe en donnant un tube simple ou bifurqué qui porte quelquefois une sporidie secondaire à deux noyaux. Quand le promycelium est immergé, au lieu de produire des sporidies, il engendre quatre petits tubes dans lesquels s'engagent les noyaux embryonnaires.

Le noyau sexuel ne produit jamais de thalle sans avoir subi deux bipartitions successives qui ont pour effet de réduire la substance chromatique des noyaux de la seconde génération.

### *Cæoma* Link.

Les *Cæoma* représentent une forme incomplète; ils sont caractérisés par des spermogonies sans poils stériles et des écides dépourvues de pseudo-peridium. Le développement a lieu au printemps, et c'est au mois d'avril que nous avons fait nos récoltes; nos observations ont porté sur le *Cæoma Evonymi* et le *Cæoma Alliorum*; le premier s'établit sur *Evonymus europæus* et le second sur *Allium ursinum*.

*Remarque.* — On considère aujourd'hui ces champignons comme représentant la forme écidienne des *Melampsora*; on doit ces observations à MM. Rostrup, Nielsen, Hartig, Rathay (1), etc... M. Plowright, dans ces dernières années, a renouvelé les mêmes expériences, mais il est arrivé à des résultats à peu près négatifs, aussi range-t-il les *Cæoma* parmi les espèces dont on ne connaît pas encore le cycle de développement; M. de Toni, dans son Dictionnaire, leur assigne également la même place (2).

(1) Consulter : Plowright. *Loc. cit.*

(2) Saccardo. *Loc. cit.*

Toutes ces incertitudes nous ont engagé à faire sur ces espèces quelques observations histologiques, afin de préparer le terrain pour une solution définitive.

*Cxoma Evonymi* Gmel. et *Cxoma Alliorum* Link.

Le diamètre des tubes mycéliens est sensiblement le même que chez les *Melampsora* ; les noyaux ont aussi la même taille et la même structure. Dans le *Cxoma Evonymi*, où les fructifications sont très abondantes et les filaments en grande activité, les noyaux sont fréquemment en voie de division. Les figures karyokinétiques sont isolées dans la spermogonie, par suite les cellules intercalaires n'ont d'abord qu'un seul noyau ; au contraire, dans l'écide, elles sont doubles et au même niveau. La marche du noyau est donc la même que dans les autres formes écidienues. Les suçoirs sont irréguliers et pelotonnés à l'intérieur de la cellule hospitalière ; ils n'ont le plus souvent qu'un seul noyau.

Les écides, souvent confluentes à la face inférieure de la feuille, ont à peu près les mêmes dimensions dans les deux espèces. Elles forment sur les supports des plaques jaunâtres qui sont dues à une matière de nature muqueuse qui unit les jeunes écidiospores. Cet aspect semble assez particulier aux *Cxoma* et permet à première vue de les distinguer des autres écides. Ces appareils sont rarement accompagnés sur les côtés de poils ou cellules stériles. Les écidiospores se développent, comme dans les autres genres, en série linéaire, avec formation de cellules intercalaires ; elles se détachent de bonne heure et emportent deux noyaux.

Les spermogonies se développent au-dessous de l'épiderme sur les deux faces de la feuille ; leur taille, qui est assez grande dans le *Cxoma Evonymi*, se trouve un peu plus réduite dans le *Cxoma Alliorum*.

Les deux appareils sont aplatis et ont une grande analogie avec ceux des *Phragmidium*.

Ici se bornent nos recherches sur les *Cæoma* et les *Melampsora* ; mais leur structure nous semble suffisamment établie pour en saisir les principaux caractères et justifier leur rapprochement. Nous nous rallions à l'hypothèse d'une hétérocécie qui ne peut être vérifiée évidemment que par des recherches expérimentales. Aussi nous en tiendrons-nous au cadre que nous nous sommes proposé, c'est-à-dire à une simple comparaison de l'élément nucléaire.

Il n'est pas inutile de rappeler que le développement des *Melampsora* succède à celui des *Cæoma* et que l'évolution du noyau est absolument la même que dans les espèces hétéroïques dont on connaît aujourd'hui le complet développement : à savoir, qu'à la division isolée du noyau de la spermogonie succède dans l'écide, l'urédospore et la téléutospore une division double et simultanée. Cette particularité, il est vrai, ne saurait être un argument décisif en faveur de l'hétérocécie ; cependant, il est bon de faire remarquer que les phénomènes d'hétérocécisme concordent ici en tout point avec ceux des autres genres où nul doute n'est possible.

Mais la principale raison qui nous a déterminé à faire ce rapprochement repose essentiellement sur la structure du noyau. Nous n'avons trouvé, en effet, aucune différence sensible entre les noyaux des *Cæoma* et ceux des *Melampsora*, chose qui est assez rare, même parmi les espèces des autres genres où l'ensemble des caractères est bien établi. On conçoit donc que si les *Cæoma* ne représentent pas la forme écidienne des *Melampsora*, ils ont du moins avec ces derniers de grandes affinités.

Nous espérons que de nouvelles recherches viendront, tôt ou tard, confirmer cette hypothèse et ajouter plus de clarté à l'histoire de ce genre de champignon, et, si les

méthodes d'inoculation appropriées à chaque espèce confirment nos observations, les *Cæoma* seraient des Urédinées dont les dernières fructifications auraient déjà reçu un nom dans la nomenclature, c'est-à-dire que le genre *Cæoma* ferait double emploi avec celui de *Melampsora* ; par conséquent, ils ne devraient plus composer un genre particulier et leur nom générique mériterait d'être remplacé par celui de *Melampsora* qui comprend la forme téléutospore sur laquelle est basée la classification des Urédinées.

---

## CHAPITRE VII.

### GENRE THECOPSORA MAGNUS.

Le genre *Thecopsora* ne comprend qu'un très petit nombre d'espèces dont une, le *Thecopsora areolata*, est très commune dans le département de la Creuse sur *Prunus padus*. Nous allons exposer les principaux caractères histologiques de cette plante.

#### *Thecopsora areolata* Wallr.

Les urédospores apparaissent au début de l'été et les téléutospores en automne, à la chute des feuilles. Jusqu'ici, on ignore s'il existe une forme écidienne. Il aurait été intéressant, au point de vue du développement, de suivre avec détail la division des noyaux du thalle, mais nos échantillons étaient trop âgés pour nous permettre d'en faire une étude complète. Cependant, si l'on en juge par la présence constante de deux noyaux dans chaque article, il est à croire qu'elle se produit comme chez les *Melampsora*. Il ne serait donc pas étonnant de trouver sur une autre plante la forme écidienne, dans laquelle les cellules intercalaires n'auraient qu'un seul noyau se divisant isolément. Par suite, le noyau serait ici l'objet des mêmes phénomènes de différenciation que l'on remarque dans toutes les espèces hétéroïques.

Voyons maintenant quelle est la structure de l'urédospore et de la téléutospore.

Nous n'ajouterons que très peu de chose en ce qui



concerne la formation des appareils, car ils étaient déjà développés au moment de la récolte. Néanmoins, les sores nous ont paru avoir beaucoup d'analogie avec ceux du *M. betulina*; ils forment de petits points blanchâtres à la face inférieure de la feuille.

Le pseudo-peridium est mince et s'ouvre au sommet en un point correspondant à la déchirure de l'épiderme.

L'urédospore est elliptique; elle renferme, au centre, deux noyaux arrondis et nucléolés; ces derniers sont, en général, placés sur le côté dans le protoplasme.

Les téléutospores se forment en nombre variable à l'intérieur des cellules épidermiques; elles sont divisées longitudinalement en quatre loges (fig. 58). Dans les sections de feuille, on ne trouve généralement que deux loges, parce que le rasoir enlève les deux autres (fig. 59).



FIG. 58. — Téléutospores de *Thecophora areolata* à l'intérieur d'une cellule épidermique (vue de face, grossissement 510).

La fusion des noyaux copulateurs a lieu dans chaque loge à peu de distance de la base. Le noyau sexuel, ainsi formé, s'arrondit et n'atteint, dans cette espèce, qu'un faible volume. Après la fusion, le protoplasme change d'aspect, il devient granuleux et s'entoure d'une forte membrane. A ce moment, les téléutospores passent à l'état de repos jusqu'au printemps suivant; elles forment çà et là sur la feuille des taches irrégulières de couleur sombre.

Mais, quand arrive le mois d'avril, le protoplasme reprend son activité; en même temps qu'il se gonfle, on voit apparaître de petites vacuoles. C'est alors que chacune des loges produit, à son sommet, un promycelium qui porte 4 sporidies.

Cette germination s'obtient avec une grande facilité, au laboratoire, par le procédé que nous avons indiqué pour les *Melampsora*; elle se reconnaît par une sorte

de petit duvet blanc qui recouvre les taches (fig. 59).

Nous n'avons point à décrire les caractères morphologiques du promycelium; il a été étudié avec beaucoup de soin par Tulasne. Cet auteur a fait remarquer, avec raison, que les tubes n'acquièrent, ici, que deux ou trois fois la longueur de la cellule génératrice et qu'ils sont moitié plus grêles que ceux des *Melampsora*; il n'établit, avec ces derniers, pas d'autre distinction.

Le noyau sexuel, bien qu'il soit peu volumineux, est

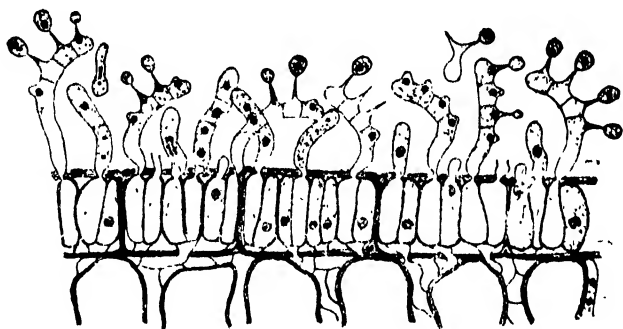


FIG. 59. — Téléospores de *Thecopsora arcuata* : germinations (grossissement 510).

facile à étudier, parce qu'il se colore très bien par un mélange de phénol et d'hématoxyline. Les figures karyokinétiques ne diffèrent pas de celles des autres espèces; seulement, elles sont, bien entendu, plus petites. Les chromosomes manquent un peu de netteté, mais il est facile quand même de voir qu'ils sont toujours au nombre de deux par noyau.

Nous devons ajouter enfin qu'à la première génération on ne trouve plus trace de nucléole, ce qui prouve, une fois encore, que la seconde division succède à la première sans intervalle de repos, et que les figures karyokinétiques sont, par ce fait, réduites à peu près de moitié. On observe ainsi une réduction notable de la substance chro-

matique dans les noyaux de la seconde génération ou noyaux embryonnaires, qui se complètent ensuite par la nutrition.

Quand le noyau embryonnaire est arrivé dans la sporidie, il ne reste pas longtemps à l'état de repos, il commence presque aussitôt une nouvelle bipartition. Le nucléole se montre généralement sur le côté de la substance chromatique avec beaucoup de netteté.

D'après ce que nous venons d'indiquer, on voit que les *Thecopsora* présentent sensiblement les mêmes caractères histologiques que les *Melampsora* ; ils n'en diffèrent que parce que les téléutospores s'établissent à l'intérieur des cellules épidermiques et qu'elles se cloisonnent longitudinalement en quatre loges.

---

## CHAPITRE VIII.

### GENRE CRONARTIUM FRIES.

Les *Cronartium* ont leurs téléospores unicellulaires unies ensemble en une colonne dressée qu'on appelle la ligule ; la germination se produit, à la maturité, sur la plante nourricière. Les urédospores sont entourées d'un mince pseudo-peridium qui s'ouvre au sommet en un point correspondant à la déchirure de l'épiderme.

Les phénomènes d'hétérocécie des espèces de ce genre sont restés longtemps dans l'ombre ; ce n'est qu'en ces dernières années que l'on a acquis quelques données positives à leur égard. Les expériences de M. Max. Cornu démontrent que l'*Æcidium Pini*, var. *acicola*, représente la forme écidienne du *Cronartium asclepiadeum* (1). Nous n'avons pu renouveler les mêmes observations, mais nous constaterons, en étudiant le *Cronartium flaccidum*, que la structure du champignon semble indiquer l'existence d'une forme écidienne sur une seconde plante.

#### *Cronartium flaccidum* Alb. et Schwein.

Le *Cronartium flaccidum* est le seul, parmi ses congénères, dont nous ayons pu étudier la structure et vu germer les spores. Nous l'avons récolté au mois d'août dans le département de la Creuse, sur des feuilles de *Peonia officinalis*, à la face inférieure desquelles il avait produit

(1) Consulter Plowright. *Loc. cit.*, page 250.

de petites taches jaunes qui portaient des urédospores et des téléospores. L'organisation de ce champignon a, d'après Tulasne (1), une grande analogie avec celle du *Cronartium asclepiadeum* qui se développe à la même époque sur les feuilles du Dompte-venin et duquel il a donné de magnifiques dessins.

La ligule a la forme d'une petite colonne cylindrique (fig. 60); elle repose sur des filaments sporifères qui ont beaucoup d'analogie avec ceux d'une écide; mais ils sont plus courts et plus renflés; ils se colorent également plus énergiquement par les réactifs.

A droite et à gauche de la ligule, on aperçoit l'épiderme qui s'est déchiré et qui a été soulevé; au-dessous de ce dernier, entourant les urédospores, il existe plusieurs rangées de poils stériles, cloisonnés, réunis latéralement en un pseudo-peridium qui s'ouvre au sommet pour laisser passer d'abord les urédospores, puis la ligule.

Les filaments mycéliens sont contournés et très rameux; ils envoient çà et là, à l'intérieur des cellules hospitalières, des prolongements qui ont la forme de vésicules oblongues ou sphériques.

Les noyaux sont régulièrement au nombre de deux par article; ils ont le même aspect que chez *Melampsora* et les *Thecopsora*, et ils se comportent de la même façon.

La structure de l'urédospore et du pseudo-peridium rappelle, dans leurs principaux détails, ce que nous avons vu chez le *Melampsora betulina*; nous n'y reviendrons pas. Nous ajouterons simplement, pour compléter nos recherches, que l'ouverture terminale est dépourvue de cils.

Quand les urédospores sont placées à la surface de l'eau, elles ne tardent pas à germer. Au bout de 24 heures, leurs filaments deviennent très longs; ils sont en tout sembla-

(1) Tulasne : *Second Mémoire sur les Ustilaginées et les Urédinées*, oc. cit., p. 405, 52, 53, pl. II.

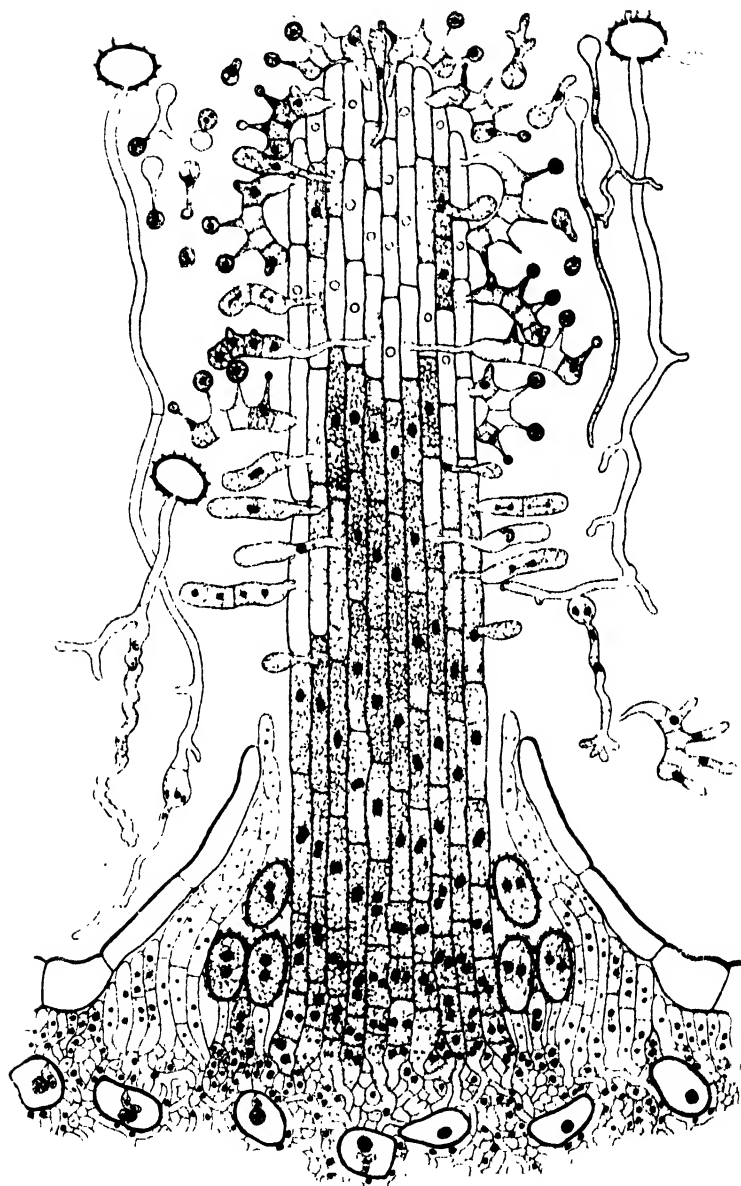


FIG. 60. — *Cronartium flaccidum* : urélospores et télétoaspores : germinations (grossissement 450). Réd. 113.

bles à ceux du *Cronartium asclepiadeum* qui a été étudié par Tulasne. La division des noyaux est identique à celle que nous venons d'étudier dans les autres genres ; il n'y a pas lieu de nous y arrêter. A l'extrémité du filament, on remarque souvent une petite vésicule à paroi mince, dans laquelle se portent le protoplasme et les noyaux. Cette vésicule germe en un tube grêle qui reste simple, ou qui se ramifie à son extrémité.

En ce qui concerne les téléutospores, elles se montrent quelque temps après l'apparition des urédospores dans le même sored ou en un point quelconque situé à la face inférieure de la feuille, au-dessous de l'épiderme. Elles naissent à l'extrémité de filaments renflés dont elles emportent, chaque fois, une partie du protoplasme et deux noyaux par le même procédé que les cellules initiales des écidiospores. Mais il y a lieu de remarquer, ici, que ces jeunes cellules ne sont le siège d'aucune fragmentation ultérieure, elles restent entières et contiguës pour former autant de cellules à deux noyaux. Il résulte de là qu'entre les téléutospores, on ne trouve aucune formation de ces cellules intercalaires qui sont, dans l'écide, les agents de la mise en liberté des écidiospores. Ceci nous explique pourquoi les téléutospores sont disposées en série confluyente à l'extrémité des basides et peuvent former une petite columelle qui peut atteindre jusqu'à 2<sup>me</sup> de longueur. Elles sont prismatiques ou fusiformes et ne présentent aucune trace d'ornementation.

La ligule ou columelle est très favorable à l'étude de la fécondation ; car on peut suivre dans la même préparation les différents stades de la fusion des noyaux, laquelle se produit dans chaque téléutospore en allant du sommet à la base de la columelle. A la maturité, on ne trouve plus qu'un seul noyau nucléolé, central, entouré d'un protoplasme qui a resserré ses mailles.

La germination de la téléutospore s'effectue comme

chez les *Gymnosporangium* et autres espèces qui, de même, donnent des sporidies aussitôt leur maturité.

Les promycelium dont se couvre la ligule commencent à se montrer au sommet, puis gagnent peu à peu la base ; ils restent droits ou le plus souvent se courbent en manière de crosse du côté de la feuille, en sens opposé à la pesanteur.

Les figures karyokinétiques du noyau sexuel ont également trop d'analogie avec celles des autres espèces pour que l'on puisse croire à un autre mode de division. Bien plus, l'observation des phénomènes de karyokinèse et de réduction de la substance chromatique est ici facile à suivre, parce que les noyaux se colorent très bien par l'hématoxyline phéniquée. On trouve partout les mêmes différences entre la figure karyokinétique du noyau sexuel et les deux figures karyokinétiques des noyaux de la première génération.

Les sporidies sont constamment au nombre de quatre pour chaque promycelium ; elles sont sphériques comme chez les *Phragmidés* et les *Melampsores* et n'emportent qu'un seul noyau. Après un certain temps de repos, ce noyau se divise, la sporidie germe, puis les deux noyaux-filles s'engagent dans le filament germinatif. Entre ces noyaux, il est quelquefois possible de voir une cloison transversale. Les sporidies secondaires se forment comme dans les espèces précédentes.

D'après ce que nous venons d'indiquer, il paraît fort probable que la sporidie engendre dans les tissus de la plante hospitalière un thalle à cellules uninucléées ; on le voit, d'ailleurs, pour les espèces qui n'ont qu'un seul appareil de fructification. Par conséquent, on est obligé d'admettre qu'il y a dans cette espèce une forme écidienne, comme dans le *Cronartium asclepiadeum*, permettant au noyau de modifier sa marche dans l'écide. Ce phénomène est d'ordre général et s'étend à toutes les espèces hétéroïques.



Quand on place les ligules dont on veut obtenir la germination sur l'eau, les promycelium submergés se divisent régulièrement en quatre cellules ; mais chaque cellule, au lieu de fournir une sporidie , donne naissance à un petit tube qui reçoit le protoplasme et le noyau. Le contact de l'air est nécessaire pour faire développer les sporidies.

---

## CHAPITRE IX.

### GENRE ENDOPHYLLUM LEV.

Les espèces qui composent ce genre ne produisent que des spermogonies et des écides. L'appareil conidien, qui a été décrit, en 1892, par M. Vuillemin (1) chez l'*Endophyllum Sempervivi* (Alb. et Schwein), est absolument étranger à ce genre de champignons. Il s'agit, en réalité, d'un second parasite qui détruit l'Urédinée et qui n'avait pas échappé aux investigations de Tulasne (2); mais il n'y avait pas attaché la même importance, il s'était borné à le décrire comme appartenant au *Sphæria leporophaga* Tul. D'après ce savant, il croit sur l'aire de divers *Æcidium*, tels que l'*Æcidium Euphorbiæ-silvaticæ* D. C., *Æ. Periclymeni* D. C., *Æ. Grossulariæ* D. C., *Æ. Convalariæ* Schum., *Æ. Thesii* Dew. et le *Peridermium Pini* Fr. Nous l'avons également trouvé sur le *P. Rubigo-vera* D. C., le *Peridermium Pini* Fr. et l'*Endophyllum Euphorbiæ-silvaticæ*, où nous avons pu l'étudier très avantageusement. Dans un précédent travail, nous avons fait connaître sa structure et son mode de végétation sur l'Urédinée (3).

Jusqu'ici les auteurs ont considéré l'écide de l'*Endophyllum* comme une véritable corbeille à téléutospores;

(1) Vuillemin : *Sur l'existence d'un appareil conidien chez les Urédinées* (Comptes rendus, 1892, p. 895).

(2) Tulasne : *Second Mémoire sur les Urédinées*. (Voir en note, Ann. des Sc. nat., t. II, 4<sup>e</sup> série, 1851, p. 83.)

(3) Sappin-Trouffy : *Recherches mycologiques*. (Le Botaniste, 31 juillet 1896.)

ils se basaient, pour cela, sur la propriété qu'a l'écidiospore de germer en un promycelium portant quatre sporidies. Nous verrons tout à l'heure, par l'étude du noyau, à quoi tient cette particularité et quelle interprétation nous devons lui donner. Une seule espèce a été étudiée, mais elle paraît réunir tous les caractères du genre.

*Endophyllum Euphorbiæ silvaticæ* D. C.

Ce champignon végète durant le mois d'avril sur *Euphorbia Amygdaloïdes*. Il a été étudié très en détail par Tulasne (1) ; ce savant compare la germination de l'écidiospore à celle de la téléutospore. L'action du parasite a été plus particulièrement étudiée par de Bary(2); ce dernier a montré que le parasite modifiait le port de la plante et que son mycelium hibernait dans les tiges. M. Plowright (3) a également prouvé que la sporidie, semée sur un jeune pied d'*Euphorbia Amygdaloïdes*, était capable de développer dans les tissus un nouveau mycelium qui produisait au printemps suivant des spermogonies et des écides. Nous ne pouvons que constater l'exactitude de ces observations ; nous les compléterons, au point de vue histologique, avec figures à l'appui.

Les pieds contaminés sont faciles à reconnaître, car ils sont plus développés que ceux qui sont sains ; les feuilles sont aussi plus courtes, plus pâles et plus épaisses ; il n'y a généralement pas de fleurs.

Les deux appareils de fructification ont trop d'analogie avec ceux du *P. Graminis* pour qu'il soit utile d'en donner une nouvelle explication. Le noyau suit exactement la même marche, c'est-à-dire que la division se produit iso-

(1) Tulasne : *Second Mémoire sur les Urédinées*. Loc. cit., p. 129.

(2) De Bary : *Neue Untersuch.*, 1865, pp. 20, 21.

(3) Plowright. Loc. cit., p. 229.

lément dans le mycelium et dans la spermogonie ; elle devient double dans l'écide. Les noyaux du thalle sont sphériques ou elliptiques et petits, mais leur volume augmente rapidement dans l'écidiospore. Les suçoirs sont recourbés ou allongés et ne contiennent, comme les cellules du thalle, qu'un seul noyau.

La prétendue téléutospore ne diffère d'une écidiospore que par la germination ; elle renferme deux noyaux nucléolés, placés côte à côte au centre de la cellule (fig. 61, I). Ces noyaux sont gros, arrondis et ne subissent aucune fusion ; ils sont, en outre, reliés à la paroi par de larges travées de protoplasme qui n'éprouvent, à la maturité, aucune condensation. Les spores sont disposées en séries à l'extrémité des filaments sporifères. Chaque série comprend ordinairement de cinq à dix spores, séparées par autant de cellules intercalaires aplaties ou cunéiformes. Le pseudo-peridium et les filaments sporifères n'offrent rien de particulier.

Il y avait un grand intérêt à mettre hors de doute l'absence d'une fécondation. Aussi, nous avons fait, pour éclairer cette question, un grand nombre de préparations à tous les stades de la germination.

Une méthode de doubles colorations, qui nous a été communiquée par M. Dangeard, nous a donné d'excellents résultats. Nous avons vu très nettement, par ce procédé, les deux noyaux s'étirer et passer l'un après l'autre à travers le pore germinatif pour se porter, côte à côte, dans le promycelium (fig. 61, II). Ils sont d'abord superposés, mais au moment de la division, ils se placent au même niveau, en abandonnant sur le côté leurs nucléoles (fig. 61, III et IV). Les deux figures karyokinétiques ont le même aspect et la même structure que celles du filament germinatif de l'écidiospore et de l'urédospore ; mais les quatre noyaux-filles qui en résultent (fig. 61, V), au lieu de rester par groupe de deux, ne tardent pas à s'échelonner à inter-

valles presque égaux et à se séparer, ensuite, par trois cloisons transversales (fig. 61, VI). Il s'établit, de même que dans le promycelium ordinaire d'une téléutospore, quatre cellules renfermant chacune un seul noyau, ce qui fait que la division simultanée, commencée dans l'écide, se trouve vite arrêtée et remplacée par une nouvelle division ordinaire.

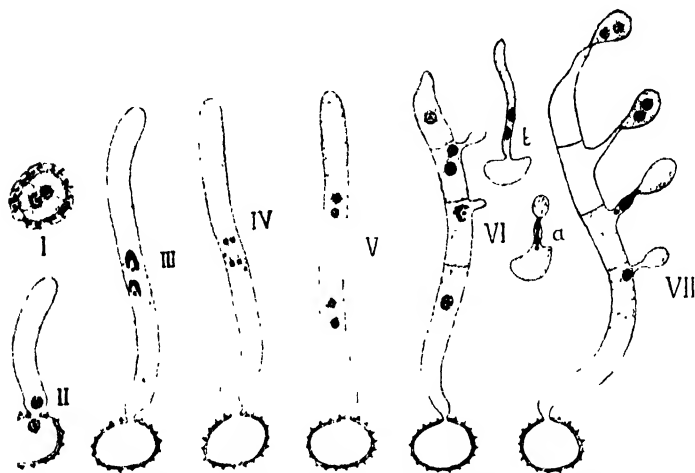


FIG. 61. — *Endophyllum Euphorbiae-vibratiae* : germination des écidiospores (grossissement 850). Réd. 1/3.

Si l'on examine maintenant chaque cellule du promycelium en particulier, on voit que le noyau ne tarde pas à se diviser et que sa division est quelquefois achevée avant la formation de la sporidie. Il en résulte que les sporidies ont souvent deux noyaux et qu'elles sont difficiles à distinguer des sporidies secondaires qui possèdent le même nombre d'éléments nucléaires (fig. 61, VII). A l'extrémité du spicule, on remarque quelquefois une sorte de petit bouchon qui se colore fortement par l'hématoxyline et qui se gélifie pour mettre la sporidie en liberté. Cette dernière germe ordinairement en donnant un petit tube flexueux ou renflé à son extrémité, dans lequel s'engagent les deux

noyaux à la suite l'un de l'autre (fig. 61, *a* et *b*). Il est fort probable qu'il s'établit, dans la suite du développement entre les deux noyaux, une cloison transversale et que le nouveau thalle se trouve formé, comme précédemment, de cellules à un seul noyau.

Il y a donc à observer dans cette corbeille la même succession de phénomènes que dans une écide ordinaire, avec cette seule différence que la spore, au lieu de fournir un filament simple ou ramifié, engendre un promycelium qui porte quatre sporidies. Mais ce promycelium n'offre aucun des caractères essentiels de celui d'une téléutospore, puisque les sporidies de l'Endophyllum, provenant de deux noyaux distincts, n'ont forcément pas la même origine, tandis que dans la téléutospore, où il y a fécondation, les sporidies dérivent de la même souche. On n'observe, également, aucun phénomène de réduction de la substance chromatique, par conséquent il n'y a pas de raison pour identifier cette germination avec celle d'une téléutospore, comme on l'a fait jusqu'à ce jour.

---

## CHAPITRE X.

### GENRE COLEOSPORIUM LÉV.

Ce genre est très favorable aux recherches histologiques, à cause de la taille élevée des noyaux. Il est caractérisé par des téléutospores formées de quatre cellules juxtaposées, enveloppées d'une gangue muqueuse de couleur rougeâtre. Ces téléutospores germent sur place en produisant pour chaque cellule un tube qui reste simple et qui engendre à son extrémité une sporidie. Les urédospores sont disposées en chapelet, comme dans une écide.

Nous allons voir que les caractères morphologiques, attribués jusqu'ici à la téléutospore, doivent recevoir maintenant une tout autre interprétation. Nous avons pu examiner la structure du mycelium et celle des différents appareils de fructification sur plusieurs espèces.

#### *Coleosporium Senecionis* Pers.

Le *Coleosporium Senecionis* est un des principaux types de ce genre ; il est très répandu à l'état d'urédospore sur le *Senecio vulgaris*. Nous avons déjà fait connaître, il y a trois ans (1), quelques détails de son histologie ; les résultats que nous avons fournis sont les suivants :

« Les noyaux des cellules mycéliennes, gros et nucléolés, sont rarement inférieurs à deux par cellule ; ils sont

(1) Loc. cit. Le Botaniciste, septembre 1893.

rapprochés l'un de l'autre. Dans la tige, les filaments végétatifs sont entièrement localisés dans la région corticale, ils ne dépassent pas l'endoderme.

« Les suçoirs ont constamment deux noyaux; ils sont simples ou dichotomes, coudés ou claviformes; leur extrémité se trouve très souvent au voisinage du noyau de la cellule hôtalière. On en rencontre quelquefois d'autres qui ont la forme d'une vésicule à membrane épaissie renfermant également deux noyaux. Ces noyaux ont

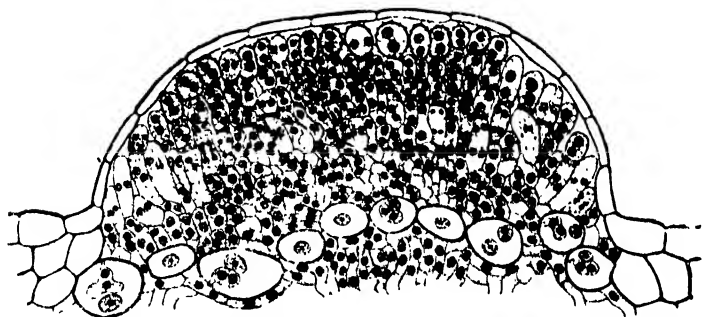


FIG. 62. — *Colcosporium Senecionis* : urédospores (grossissement 450). Réd. 113.

la même constitution que ceux des cellules des filaments mycéliens. Le pédicule des suçoirs est généralement plus gros que chez le *P. Graminis*. »

L'appareil urédosporifère (fig. 62) ressemble à une écide de *Cæoma*, il n'y a pas de pseudo-peridium. Les urédospores se forment en série linéaire comme les écidiospores, avec formation de cellules intercalaires aplaties ou cunéiformes qui disparaissent de bonne heure.

A l'état jeune, le sore est protégé par les cellules épidermiques qui sont devenues aplaties et qui, en se dissociant plus tard, permettent aux spores de s'échapper librement au fur et à mesure de leur formation.

Les urédospores ont une forme sphérique rarement elliptique, elles offrent la même structure qu'une écidiospore.



Les téléutospores sont rares, du moins elles n'étaient pas assez abondantes pour nous permettre d'en faire une étude complète ; mais nous verrons plus loin, en étudiant d'autres espèces, les modifications intéressantes que présentent ces organes.

*Peridermium Pini* Wallr.

Au *Coleosporium Senecionis* se rattache, d'après les expériences de M. Wolff, le *Peridermium Pini* (1). Ce champignon végét. vers les mois de mars et d'avril, sur les aiguilles et les rameaux du *Pinus silvestris* (fig. 63).

Il a été étudié avec beaucoup de soin par Tulasne (2). Ce savant a mis en évidence le pseudo-peridium avec la formation, en série, des écidiospores ; il a indiqué également les principaux caractères morphologiques de la spermogonie qui peut atteindre, dit-il, 4 millièmes de millimètre de largeur, sur un centième de millimètre de longueur.

C'est aussi sur l'écide de cette espèce que M. Vuillemin a ébauché, il y a trois ans, une théorie de la sexualité (3) ; mais cette manière de voir ne saurait être soutenue, attendu que nous avons démontré qu'il n'y avait, chez les Urédinées, aucune fusion de noyaux en dehors de la téléutospore.

Nous passerons successivement en revue le mycelium, la spermogonie et l'écide.

Le mycelium est abondant dans tout le parenchyme cortical ; les suçoirs sont difficiles à mettre en évidence à



FIG. 63. —  
Aiguille de  
*Pinus sil-*  
*vestris* atta-  
quée par le  
*Perider-*  
*mium Pini*  
(grandeur  
naturelle).

(1) Consulter Plowright. *Loc. cit.*

(2) Tulasne. *Loc. cit.*

(3) Vuillemin. *Loc. cit.*

cause du contenu jaunâtre que renferment les cellules malades de la plante hôte. Les plissements des cellules nuisent également à l'observation de ces organes et de leur point d'attache. On ne peut apercevoir çà et là, à l'intérieur des cellules, que des sections ou portions de tubes. Ces différents aspects ont été représentés sur la figure 64 sans tenir compte des plissements. On peut de même apercevoir sur la même figure que les cellules du mycelium n'ont qu'un seul noyau. Ce noyau est elliptique et prend une très belle coloration par l'hématoxyline phéniquée. Il comprend une membrane nucléaire qui limite une masse granuleuse au centre de laquelle on distingue un petit nucléole. La division apparaît aussi avec beaucoup de netteté ; elle reste simple jusqu'au moment de la formation des écidiospores, époque à laquelle elle devient double et simultanée. Ce dernier mode de division a pour but d'amener une différenciation des éléments nucléaires qui, à partir de cet instant de l'évolution, sont constamment au nombre de deux par article formant deux séries parallèles. Le degré de parenté s'éloigne au fur et à mesure qu'on s'approche de la téleutospore, point terminus de la division simultanée.

Qu'on ait affaire à la division ordinaire ou à la division simultanée, chaque noyau a toujours deux chromosomes (1); les figures karyokinétiques se rattachent aux types que nous avons décrits dans le premier chapitre.

Il est facile maintenant de nous rendre compte de la marche du noyau dans les appareils.

Les spermogonies (fig. 61) sont très grandes et les tubes sporifères sont faciles à isoler pour étudier le développement de la spermatie. Ces derniers se dressent en touffe

(1) D'après MM. Poirault et Raciborsky, il n'y aurait, au contraire, qu'un seul chromosome par noyau.

serrée sur un feutrage du mycelium. Ils sont longs et cloisonnés à leur base. Le noyau générateur possède deux chromosomes dont la scission se produit vers l'équateur, de sorte que la spermatie emporte, comme dans les autres espèces, deux chromosomes secondaires qui s'unissent plus tard en un seul noyau.

Les spermaties sont relativement très développées ;

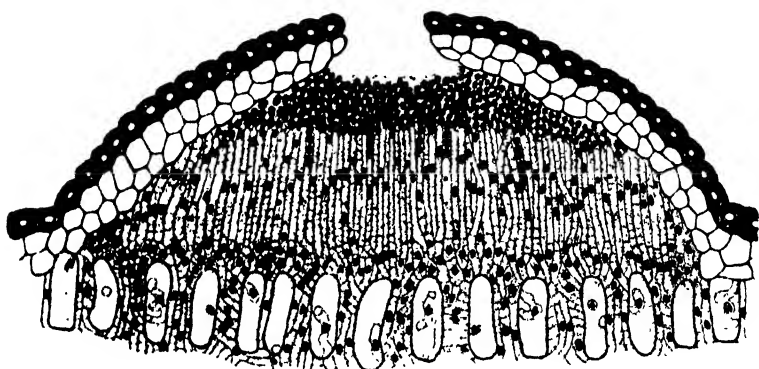


FIG. 64. — Spermogonie du *Peridermium Pini* (grossissement 510). Réd. 1/2.

elles ont une forme elliptique ; les noyaux ont la même structure que ceux du thalle.

La spermogonie s'établit généralement au-dessous d'un stomate, et l'épiderme, poussé progressivement par le développement des tubes, se soulève de chaque côté, laissant au sommet une ouverture par où s'échappent les spermaties réunies par une matière muoila-gineuse.

L'écide a une base aplatie très large, ce qui fait que nous n'avons pu en représenter qu'un fragment (fig. 65) ; elle se forme suivant le mode général. Les nucléoles qui accompagnent les figures karyokinétiques semblent disparaître au moment de l'anaphase. Il ne faudrait donc pas confondre ces corps avec les nucléoles des noyaux-filles,

lesquels se montrent quelquefois sur le côté de la substance chromatique avant la formation de la nouvelle membrane nucléaire. Les cellules intercalaires, considérées, à tort, par M. Vuillemin comme des cellules d'expulsion

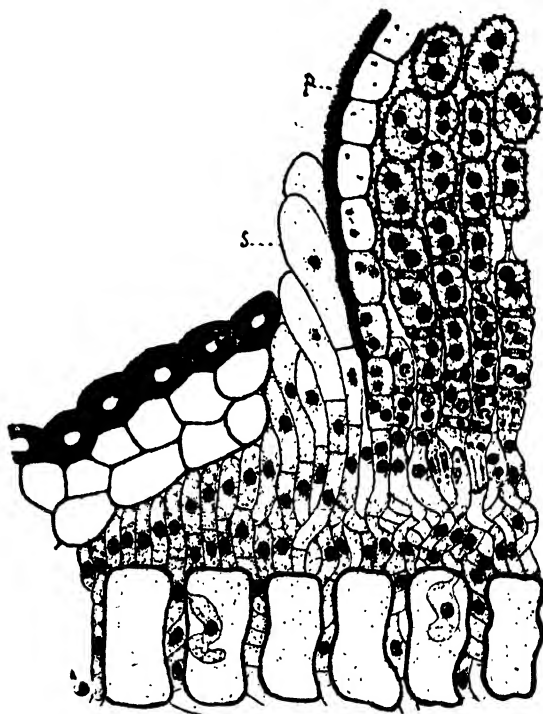


FIG. 65. — Portion d'écide du *Peridermium Pini* (grossissement 510).

dans l'acte de la fécondation, restent aplaties entre les spores, ou peuvent quelquefois s'allonger; dans l'un et l'autre cas, elles disparaissent pour mettre les écidiospores en liberté au sommet de l'écide. Les noyaux deviennent de moins en moins nets et les nucléoles persistent encore quelque temps sur le côté de la substance chroma-

tique. A la maturité, les écidiospores renferment toujours deux noyaux très gros et bien distincts. Il n'y a donc pas de discussion possible sur la non-existence d'une fécondation à cet endroit du développement.

Quand on examine de face la paroi d'une jeune écidiospore (fig. 66), on voit des épaississements polygonaux dont les arêtes paraissent en relation étroite avec les épines ; plus tard, elle montre de 8 à 12 pores germinatifs.

Les cellules du pseudo-peridium (fig. 65) sont épaissies à la face externe ; le protoplasme et les noyaux disparaissent de bonne heure. Autour du pseudo-peridium se trouve une couronne de poils stériles, renflés à leur extrémité et divisés à leur base en cellules contenant chacune un petit noyau.

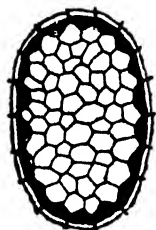


FIG. 66. — Jeune écidiospore montrant à sa surface des épaississements polygonaux (grossissement 1560).

Les écidiospores, semées à la surface de l'eau, semblent germer plus difficilement que ne l'indique Tulasne. Nous avons renouvelé les mêmes expériences à plusieurs reprises sans obtenir de bons résultats. Le résultat a été également presque négatif dans une atmosphère maintenue humide.

Pour les faire germer, il a fallu les placer sur une décoction de feuilles de Sénéçon ; il s'est produit alors, en peu de temps, une abondante végétation. Ceci confirme, pour l'espèce que nous étudions (1), les expériences de M. Wolff qui, le premier, a démontré les affinités du *Peridermium Pini* et du *Col. Senecionis*.

Le filament (fig. 67) reste rarement simple et droit ; le plus souvent, il se ramifie en une multitude de petites branches épaisses qui lui donnent un aspect particulier ;

(1) Depuis l'expérience de M. Wolff, MM. Klebahn et Fischer ont démontré que le *Peridermium Pini* représente la forme écidienne de plusieurs *Coleosporium*. (Voir *Bulletin de la Société botanique de France*, 3<sup>e</sup> série, t. I, 1894, p. CLXVIII.)

quelquefois, il se produit à son extrémité une petite vésicule qui fournit, comme dans les autres espèces, un ou plusieurs rameaux. Enfin, dans d'autres cas, il présente à sa base une série de petits renflements séparés par des étranglements. Les noyaux et le protoplasme de la spore suivent la marche générale que nous avons indiquée dans le filament germinatif de l'écidiospore et de l'urédospore.

*Coleosporium Sunchi* Pers.

La téléutospore des *Coleosporium* est formée, d'après Tulasne, de quatre cellules superposées poussant chacune un tube qui se couronne d'une sporidie (1). Aujourd'hui cette interprétation ne saurait être admise, car la téléutospore a été confondue avec son promycelium; nous avons (2), il y a deux ans, le premier, indiqué sa véritable nature.

Le *Coleosporium Sunchi* végète en automne sur le Laiteron; il a beaucoup de ressemblance avec le *Coleosporium Senecionis*; les urédospores (fig. 68, a) n'offrent rien de particulier; mais les téléutospores sont produites en plus grande quantité.

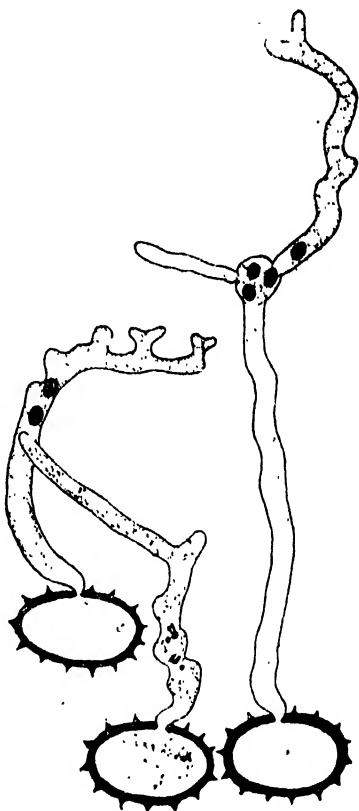


FIG. 67. — *Peridermium Pini*: germination de l'écidiospore (grossissement 450).

(1) Tulasne. *L. c.*

(2) Consulter : *Le Botaniste*, 1894, 4<sup>e</sup> série, 1<sup>er</sup> et 2<sup>e</sup> fascicules, p. 50.

Celles-ci sont plus hautes que larges, leur contenu est très dense (fig. 68) ; elles adhèrent fortement les unes aux autres et donnent naissance à des sores compacts, entourés d'une substance mucilagineuse qui se colore en bleu par un mélange de phénol et d'hématoxyline de Böhmmer. Elles sont unicellulaires et recouvertes par l'épiderme ; leur formation a lieu du centre à la périphérie.

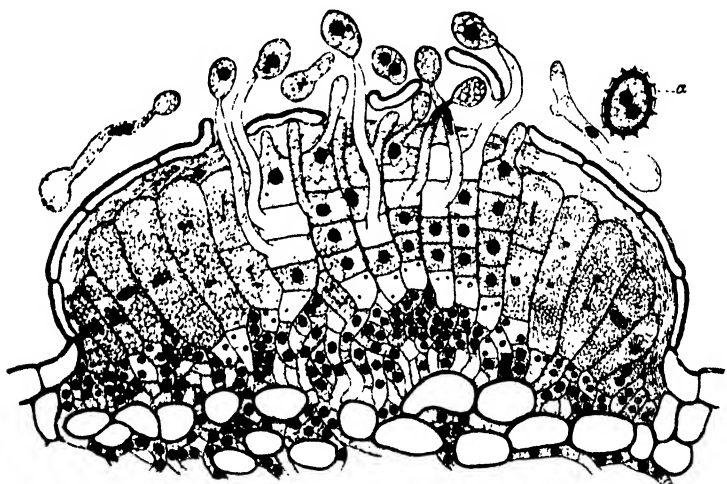


FIG. 68. — *Coleosporium Sunchi* (grossissement 600). Réd. 1/3.

comme chez les *Melampsora*, mais la division des noyaux est plus facile à mettre en évidence.

A l'extrémité du tube générateur, qui est légèrement évasée, on distingue, au milieu d'un protoplasme abondant, deux noyaux nucléolés. Ces noyaux occupent d'abord une position quelconque, mais au moment de la karyokinèse, ils se portent côte à côte au même niveau et commencent simultanément leur bipartition. Les deux figures karyokinétiques présentent chacune deux chromosomes relativement gros, séparés par une ligne claire (fig. 69, I) ; elles sont parallèles entre elles et dirigées sui-

vant le grand axe du tube ; les nucléoles sont placés sur le côté, sans rapport de position déterminée.

A ce moment, chaque chromosome s'étire, s'amincit en son milieu comme si l'on avait affaire à un bâton de substance visqueuse aux extrémités duquel on exercerait une traction. Bientôt la scission suivant l'équateur est complète ; les deux moitiés sont piriformes, elles se portent en sens opposé vers les pôles et s'unissent de la partie renflée à la pointe, qui est tournée vers l'équateur, avec les deux moitiés du chromosome correspondant. Il se forme ainsi quatre noyaux-filles groupés par deux en haut et en bas. Chaque groupe est ensuite isolé à l'aide d'une cloison transversale. La cellule terminale fournit la spore, la cellule inférieure reste stérile : elle correspond à un pédicelle rudimentaire.

Le même mode de division se retrouve dans le thalle, ce qui fait que les articles ont normalement deux noyaux renfermant chacun deux chromosomes.

Après la karyokinèse, les deux noyaux de la cellule inférieure perdent peu à peu de leur netteté et disparaissent, tandis que ceux de la spore augmentent rapidement de volume : ce sont ces derniers qui, en se fusionnant, forment le noyau sexuel.

Au moment de la fusion, chaque noyau copulateur présente (fig. 69, II), après la disparition de la membrane nucléaire, un certain nombre de segments en forme d'arc, dans chacun desquels on voit une rangée de petites granulations réunies par une substance incolore, la linine. Il est très facile de se rendre compte de cette particularité en traitant les coupes par un mélange de phénol et d'hématoxyline de Grenacher. Au bout de deux heures de coloration, on lave les coupes au phénol et on examine dans ce même liquide. Après le lavage, on peut même les monter directement dans le Baume de Canada sans qu'il se produise de contraction. Alors, la chromatine apparaît sous



forme de petits grains sphériques placés à des intervalles égaux et réunis en chapelet par une substance transpa-

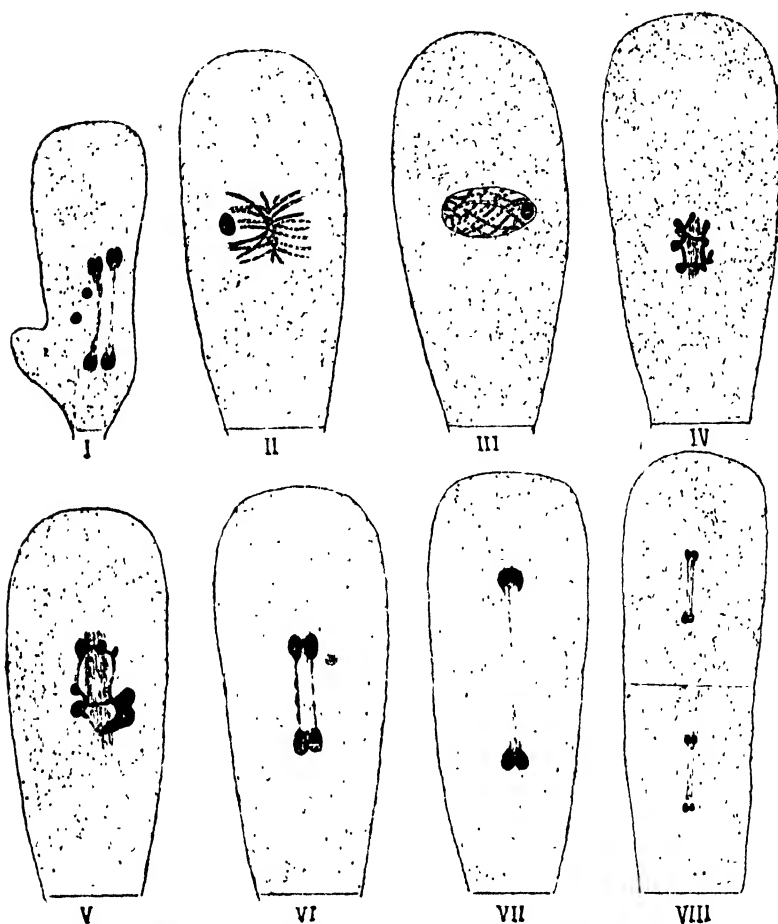


FIG. 69. — Développement, fécondation et germination de la téléospore du *Coleosporium Sunchi* (grossissement environ 1500).

ronte. Cette disposition rappelle celle qui a été indiquée par M. Guignard (1) chez les Phanérogames.

(1) Guignard: *Nouvelles études sur la fécondation* (An. sc. nat., 1891).

Quand les noyaux copulateurs sont arrivés au contact, les nucléoles se pénètrent très vite, en même temps les segments se mélangent et s'enchevêtrent de manière à former un réseau inextricable.

Le noyau sexuel (fig. 69, III) est volumineux ; il occupe le centre de la loge et a la forme d'une navette dont le grand axe serait horizontal. Le nucléole occupe une position excentrique ; de volumineux qu'il est d'abord, il devient de moins en moins apparent et finit par disparaître pendant la karyokinèse. Il présente quelquefois plusieurs petits points brillants, mais nous ne saurions dire si ce sont des vacuoles ou des nucléolules. Il nous est également impossible de dire avec certitude si les différents segments des noyaux copulateurs s'unissent bout à bout pour ne former qu'un seul filament, ou s'ils restent distincts à l'intérieur de la membrane nucléaire du noyau sexuel ; ils sont trop entortillés pour pouvoir les suivre. Cependant, au premier stade de la division, il nous a paru n'y avoir qu'un seul cordon ; de même, il n'y a qu'un seul cordon chromatique dans les noyaux de la première génération, car il est quelquefois possible de le voir complètement déroulé en deux branches ondulées ; les ondulations correspondent évidemment aux replis du filament à l'état de peloton.

Etudions maintenant les changements morphologiques présentés par l'œuf pendant la germination.

Cette germination a lieu sur place, aussitôt après la fécondation. Elle se traduit, contrairement aux espèces que nous venons d'étudier, par la formation d'un promycelium interne qui se divise en quatre cellules. Pendant ce temps, le noyau sexuel subit d'importantes modifications dont la plupart ont été déjà indiquées, il est vrai, dans le *Gym. clavariæforme*, mais sur la nature desquelles il n'est pas inutile de revenir, telles que formation des chromosomes, réduction du nombre des chromosomes et de la

quantité de la substance chromatique. En outre, on pourra très facilement renouveler nos expériences sur cette plante qui est une des plus favorables aux recherches histologiques.

La division du noyau sexuel s'annonce (fig. 69, IV et V) à l'intérieur de la téléutospore par la disparition de la membrane nucléaire; le nucléole, quand il existe, se trouve ordinairement à une faible distance sur le côté. Le contour devient irrégulier, la coloration est plus intense; cela tient, très probablement, au rapprochement des granulations chromatiques et à la contraction du filament nucléaire.

En même temps que ce dernier se raccourcit, son épaisseur augmente; par suite, son trajet sinueux est plus facile à suivre qu'à la période de repos. Si les segments des noyaux copulateurs restaient distincts, on devrait, au moins, apercevoir quelques extrémités libres; mais c'est précisément ce que ne confirme pas l'observation. On est donc obligé d'admettre qu'au moment de la fécondation, ces segments se sont soudés bout à bout et qu'il n'y a qu'un seul cordon. Ce cordon décrit un certain nombre de replis qui s'anastomosent et qui forment sur les côtés de petites proéminences réunies par des étranglements.

Aussitôt, dans beaucoup de cas, on voit apparaître, au centre, un axe de substance achromatique qui paraît tirer son origine du noyau; c'est suivant cet axe, parallèle au grand diamètre de la cellule, que la charpente chromatique s'allonge et que le cordon nucléaire se coupe en deux moitiés qui se ratatinent sur les côtés. On obtient ainsi, à droite et à gauche, deux chromosomes compacts, toruleux, dans lesquels on ne distingue aucune structure. Ces corps sont le plus souvent parallèles entre eux, quelquefois en forme de V.

La scission transversale de chacun des chromosomes, ou plutôt la séparation de leurs deux moitiés se manifeste vers

l'équateur par un étranglement (fig. 69, VI). Au fur et à mesure que ces moitiés ou chromosomes secondaires s'éloignent deux à deux pour se porter vers les pôles, on les voit prendre la forme d'une poire dont la pointe regarde l'équateur.

Lorsqu'ils sont arrivés aux pôles (fig. 69, VII), ils se fusionnent deux à deux par la partie renflée, et quand les pointes sont rétractées, les nouveaux noyaux ont généralement l'aspect d'arc ou de croissant. Si, au contraire, les chromosomes sont rapprochés de manière à se confondre dans toute la longueur, la figure karyokinétique prend la forme d'une haltère dont chacune des masses serait un noyau-fille. La durée de ce stade est beaucoup plus longue que celle des autres stades de la division.

Pendant que l'étranglement des chromosomes primitifs s'est effectué, l'axe achromatique s'est beaucoup allongé ; sa partie moyenne s'est détruite et les noyaux-filles ou noyaux de la première génération se sont écartés et sont devenus indépendants. A ce moment, ces derniers ne possèdent chacun que la moitié de la substance chromatique du noyau générateur ; le stade de repos leur serait nécessaire pour récupérer leurs éléments chromatiques ; mais il n'en est pas ainsi, une nouvelle division suit immédiatement la première. C'est la raison pour laquelle la substance chromatique reste compacte et dépourvue de nucléole. Quelquefois, on aperçoit au milieu un point transparent, mais ce point ne paraît être autre chose que l'extrémité de l'axe achromatique dont la partie médiane vient de disparaître. Les deux nouvelles figures karyokinétiques sont déjà formées quand la cloison médiane fait son apparition (fig. 69, VIII) ; leur formation a lieu comme précédemment, mais les chromosomes sont moitié plus petits, par conséquent leur volume se trouve ramené à ce qu'il était dans le thalle.

On peut facilement s'en convaincre en comparant entre

elles les figures 69, VII, et 69, VIII, qui, toutes, ont été dessinées au même grossissement à l'aide de la chambre claire. Il se produit donc ici une véritable réduction de la substance chromatique, analogue à celle qui a lieu dans les autres promycelium ; de plus, la présence constante du même nombre de chromosomes dans tous les noyaux démontre que ces éléments se sont intimement soudés pendant la fécondation et que, lors de la première bipartition, leur nombre se trouve réduit de moitié.

Les noyaux de la seconde génération, ainsi réduits, s'isolent à l'aide de deux nouvelles cloisons et passent maintenant à l'état de repos. Alors la téléutospore est divisée en quatre cellules uninucléées directement superposées (fig. 68) : ce sont ces cellules que l'on comparait autrefois avec les loges des autres téléutospores, bien qu'elles ne soient que des cellules promycéliennes. Chacune d'elles émet bientôt un tube qui dissocie les cellules épidermiques et se termine par une sporidie réniforme, dans laquelle se portent, à travers le tube, le protoplasme et le noyau.

Dans ce passage, le noyau s'étire, la masse nucléaire est généralement en avant et le nucléole en arrière. Arrivé dans la sporidie, le noyau reprend aussitôt sa forme sphérique, laissant quelquefois son nucléole sur le côté. Puis la sporidie se détache de son pédicule, tombe et se prend bientôt à germer. La germination a lieu comme dans les autres espèces ; la substance chromatique du noyau se sépare de nouveau en deux chromosomes.

On remarque les mêmes phénomènes de végétation dans le *Coleosporium Cristagali* (1).

On ne peut donc s'empêcher de remarquer avec quelle netteté la considération d'une fécondation permet de

(1) MM. Poirault et Raciborsky ont également signalé un noyau à deux chromosomes dans la téléutospore du *Coleosporium Euphrasæ*.

rectifier les idées actuelles sur la téléotospore des *Coleosporium*. Cette dernière était présentée jusqu'ici comme une téléotospore à plusieurs cellules ; on y supposait l'absence d'un promycelium ou d'une formation analogue. Or, nous voyons que la téléotospore est, en réalité, simple comme celle des *Melampsora* ; il s'y produit une fusion de deux noyaux en un seul noyau sexuel. C'est ce noyau qui se divise en quatre dans la téléotospore même, au lieu de le faire dans un promycelium externe.

Ce noyau suit dans son évolution les règles formulées par M. Dangeard chez les Basidiomycètes (1). Ce sont ces règles qui nous ont permis d'établir la véritable interprétation de la nature de cette téléospore et de saisir en même temps ses affinités avec la probaside des Trémellacées dont nous avons étudié tout récemment un type, afin de pouvoir montrer les rapports qui existent entre ces deux sortes d'organes.

Les dix genres que nous venons d'examiner peuvent être répartis de la manière suivante :

Promycelium extern :	<div><div>Teliospores</div><div>Sessiles</div><div>Pédicellées</div></div>	Indépendantes	1 loge. . . . .	Uromyces.	
			2 » . . . . .	Puccinia.	
			3 » . . . . .	Triphragmium.	
			4 à 11 loges . . . .	Phragmidium.	
			2 loges . . . . .	Gymnosporangium.	
		Gélatineuses	réunies en croûtes	1 loge. . . . .	Mcampsora.
				4 » (long.) . . . .	Thecopora.
				» en série conflucnte. . . . .	Cronartium.
		Promycelium interne (Probaïde). . . . .			Coleosporium.
		Pseudo-promycelium. . . . .			Endophyllum.

(1) P.-A. Dangeard. *Loc. cit.*



## DEUXIÈME PARTIE

---

### CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET RÉSUMÉ

Le noyau ayant fait le principal objet de nos recherches, c'est par lui que nous commencerons le résumé de nos travaux ; nous passerons ensuite en revue l'appareil végétatif, l'appareil fructifère et la fécondation.

#### A. — NOYAU.

L'étude du noyau nous a conduit aux résultats suivants :

*Structure et modification du noyau.* — Le noyau présente sensiblement la même structure dans tous les genres et espèces. Il est limité, à la périphérie, par une mince enveloppe ne se colorant pas par les réactifs de la nucléine ; à l'intérieur, on distingue des replis chromatiques nombreux, dirigés dans tous les sens, entre lesquels se trouve un hyaloplasme plus ou moins dense ; enfin, vers le centre, existe un nucléole entouré d'une zone claire. Lorsque le noyau atteint un certain volume, comme dans le *Coleosporium Sunchi*, il est possible de voir que les replis appartiennent à un filament nucléaire pelotonné, dans lequel on aperçoit une rangée de granules chromatiques, et, si cet aspect ne se présente pas dans toutes les espèces, c'est que les noyaux sont trop petits et que les replis se trouvent, par suite, trop serrés les uns contre les autres. Cette structure rappelle celle qui a été indiquée par M. Guignard



dans le noyau des Phanérogames (1). Les éléments sont plus petits, c'est la seule différence.

La forme normale est celle d'une sphère ; cependant le noyau peut devenir elliptique ou prendre un contour plus ou moins irrégulier ; d'autres fois, dans les filaments en voie de croissance, il s'allonge sous forme de bâtonnet ; enfin, quand il traverse un espace resserré, il modifie sa forme, il s'étire comme celui des Basidiomycètes et des Arthropodes, et, quand il a passé le détroit, il reprend sa forme définitive. C'est ainsi qu'en passant à travers les pores germinatifs, les spicules et les ramifications du thalle, on le voit prendre tantôt la forme d'une poire, tantôt celle d'une haltère. Dans ce passage, le nucléole reste généralement placé en arrière. Dans la partie renflée, on aperçoit des replis qui se présentent comme dans le noyau à l'état de repos ; dans la partie rétrécie, les replis font place à une masse qui est striée dans le sens de la longueur.

Les noyaux peuvent être très petits ; et alors ils se montrent sous l'aspect d'une simple tache chromatique uniformément colorée en tous ses points et dépourvue de membrane. De cet état on passe aux suivants. Le nucléole étant placé sur le côté, la masse chromatique se dispose suivant un arc, un double trait ou bien encore un gros cordon déroulé, tantôt sous forme d'S, de fer à cheval, tantôt plié en deux branches ondulées ; ces différents états précèdent la division indirecte.

Les noyaux d'une même espèce sont loin d'avoir partout la même taille ; les uns, ceux du mycelium, sont petits ; les autres, ceux des spores, sont trois ou quatre fois plus gros. Les nucléoles présentent également les mêmes variations ; quand ils sont volumineux, ils ont au centre de leur masse une vacuole.

Les noyaux prennent, dans les espèces, différentes va-

(1) Guignard. *Loc. cit.*

riations de volume ; mais on en trouve beaucoup où les noyaux ont à peu près les mêmes dimensions (*Melampsora*, *Thecopsora*, *Cronartium*).

Les espèces qui nous ont été le plus favorables pour l'étude du noyau sont : *Coleosporium Sunchi*, *Gymnosporangium clavariæforme*, *Triphragmium Ulmaria*, *Triphragmium Isopyri*, *Phragmidium Rubi*, *Puccinia Liliacearum*, *Uromyces Erythronii* et *Uromyces Ficaria*.

*Division du noyau.* — Cette étude est celle qui offre le plus de difficultés, elle exige de longues et patientes recherches.

Il y a deux sortes de division, savoir : la division directe et la division indirecte.

*1° Division directe.* — Ce mode de division est de beaucoup le moins fréquent. On ne l'observe que dans les cellules âgées ou thalle. Dans cette division, le noyau s'allonge suivant le grand axe de la cellule, et se resserre au milieu ; les deux extrémités se renflent et ne sont plus réunies que par de petits trabécules qui finissent par se rompre (fig. 26). Il arrive parfois que les nouveaux noyaux subissent une seconde division avant la rupture des trabécules ; alors, on trouve trois ou quatre masses réunies par des étranglements. Pendant ce temps, le noyau ne change pas de coloration ; il conserve les mêmes affinités pour les réactifs qu'à l'état de repos. En outre, la cellule n'éprouve aucune modification ; elle reste entière, et son protoplasme devient de plus en plus vacuolaire. On doit donc considérer cette division comme un phénomène de sénilité, une évolution propre au noyau en rapport avec l'état particulier des cellules ; elle est analogue à celle qui a été décrite dans les cellules âgées des plantes vasculaires.

*2° Division indirecte.* — Le principal facteur qui intervient pour la multiplication des noyaux et des cellules est la division indirecte.

Dans le cycle complet du développement, on distingue la division indirecte normale et la division indirecte simultanée.

*a. Division indirecte normale.* — Quand le noyau se prépare à la division karyokinétique, il subit une série de modifications dont nous allons exposer les principaux détails. La membrane nucléaire disparaît, et le nucléole est abandonné à quelque distance sur le côté (fig. 1, 37, 69). Aussitôt les granules chromatiques se concentrent et se fusionnent de manière à donner naissance soit à une petite masse compacte, soit à un cordonnet tantôt déroulé sous forme de croissant, de fer à cheval ou d'S, tantôt pelotonné ou plié une fois sur lui-même. Puis, en même temps que survient la segmentation transversale de la substance chromatique, d'où résulte la formation des chromosomes, il apparaît au centre du noyau une ligne de substance achromatique sur la nature de laquelle il est bien difficile de se prononcer. On pourra néanmoins s'en faire une idée en la comparant à un petit fuseau nucléaire à droite et à gauche duquel se placent les deux chromosomes.

Le noyau, alors, se trouve réduit à deux petites plaques qui se colorent fortement par l'hématoxyline. Ces plaques sont au même niveau, parallèles, ou en forme de 8 et dirigées suivant le grand axe de la cellule.

Au stade suivant, chaque chromosome s'allonge en une petite bandelette qui se renfle bientôt en massue à ses deux extrémités, tandis qu'elle s'amincit peu à peu au milieu et se sépare en deux moitiés ou chromosomes secondaires. Il ne s'agit pas là d'un processus particulier de division indirecte : rien ne le prouve. Comme les chromosomes sont souvent réduits, ici, à de courts bâtonnets ou à de simples points chromatiques, il est très difficile, dans ces conditions, d'établir avec certitude si on a

affaire à une segmentation transversale ou à une division longitudinale. Quoi qu'il en soit, après la scission, les chromosomes secondaires forment deux couples qui s'écartent progressivement de l'équateur, de telle manière que, des deux chromosomes jumeaux, l'un se porte invariablement dans l'un des couples, l'autre dans l'autre couple. Arrivés aux pôles, chacun des couples donne naissance à un noyau-fille.

Les *noyaux-filles* comme le *noyau-mère* ont donc deux chromosomes.

A ce stade, la substance achromatique s'est allongée, sa partie moyenne s'est détruite et les noyaux-filles s'écartent peu à peu de l'équateur. Chacun d'eux prend ensuite les caractères du noyau à l'état de repos. Le nucléole, qui jusqu'ici était resté apparent, cesse d'être visible et se fond dans le protoplasme comme celui des Basidiomycètes (1). Plus tard, entre les noyaux, il apparaît une cloison transversale qui délimite deux nouvelles cellules.

*b. Division indirecte simultanée.* — Le processus que nous venons d'exposer existe depuis la sporidie jusqu'au moment de la formation de l'écide ; mais, à partir de cet instant du développement, il paraît y avoir avortement de la cloison médiane et les deux noyaux se divisent en même temps (fig. 5). Les deux figures karyokinétiques sont au même niveau, et chacune d'elles se constitue comme précédemment avec deux chromosomes. Les noyaux-filles se séparent à l'aide d'une cloison transversale en deux couples.

A la suite de ce dernier mode de division, d'où résultent des articles à deux noyaux, la plante a ou n'a pas modifié sa structure. Alors, de deux choses l'une : ou l'article vaut

(1) Dangeard. *Recherches sur les Basidiomycètes*, loc. cit.

deux cellules, ou l'article ne vaut qu'une cellule, par conséquent comment faut-il considérer les noyaux qui se divisent en même temps ? Doit-on les considérer comme des demi-noyaux et dire que leur division est conjuguée ? Ou bien, faut-il les considérer comme des noyaux entiers, équivalents chacun à l'ensemble de la charpente chromatique d'un noyau ordinaire, et ayant par suite une tout autre valeur que des demi-noyaux ? A cet égard, l'étude minutieuse à laquelle nous nous sommes livré, ne laisse prise, nous croyons, à aucun doute.

Mais précisons. Si, par exemple, à la division normale du noyau à deux chromosomes succédait une division simultanée où les deux figures karyokinétiques n'auraient chacune qu'un seul chromosome, on pourrait dire que le noyau primitif s'est dédoublé en deux demi-noyaux et que la cellule égale l'article. Mais ici ce n'est pas le cas : les noyaux présentent à tous les stades du développement deux chromosomes ; par suite, on est forcément obligé d'admettre que ce sont des noyaux entiers qui, en se portant au même niveau, ont donné les deux figures karyokinétiques et que l'article vaut deux cellules.

Il existe cependant, dans quelques préparations, des noyaux qui ne présentent qu'une seule masse chromatique, laquelle s'étire suivant la ligne des pôles et qui s'étrangle au milieu comme s'il s'agissait d'un seul chromosome ; mais ce phénomène accompagne aussi bien la division indirecte normale que la division indirecte simultanée ; par conséquent, il ne saurait être un argument contraire à nos observations. Ce processus de division doit être considéré comme formé par le rapprochement de deux chromosomes ; car il aboutit au même résultat que la division indirecte. Par conséquent, la question des demi-noyaux, pas plus que celle de la division conjuguée, ne saurait être admise. A notre avis, la division simultanée n'a d'autre but que d'amener dans les noyaux qui habitent le même ar-

ticle une différence d'origine dans les noyaux sexuels (1).

Cette différence d'origine des noyaux sexuels existe aussi dans d'autres champignons. Ainsi, alors que nous la trouvions chez les Urédinées, M. Dangeard arrivait au

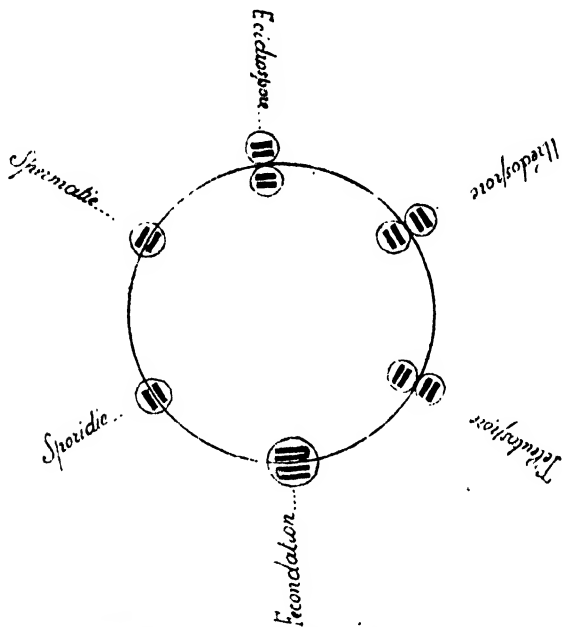


FIG. 70. — Figure schématique indiquant la marche du noyau dans le cycle complet du développement de l'Urédinée.

même résultat dans la Pézize (2) ; mais chez les Urédinées, on peut la suivre beaucoup plus loin.

Le schéma que nous donnons ci-dessus (fig. 70) établit

(1) Nous avons, le premier, signalé cette différence d'origine des noyaux sexuels dans une note publiée le 1<sup>er</sup> août 1895. Cinq jours plus tard, MM. Poirault et Raciborsky, reconnaissant les erreurs contenues dans leur première note, arrivaient à la même conclusion sur cette origine différente des noyaux.

(2) P.-A. Dangeard. *Mémoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycètes* (Le Botaniste, 4<sup>e</sup> série, 1<sup>er</sup> août 1895).

clairement cette origine à partir de l'écide ; de plus, il permet de se rendre compte, durant le cycle complet du développement, de la marche côte à côte des noyaux. Dans la sporidie, la spermatie, nous n'avons figuré qu'un seul noyau et deux chromosomes ; dans l'écidiospore, l'urédospore et la téléutospore, deux noyaux à deux chromosomes. Dans cette dernière, les noyaux se rapprochent et se fusionnent en un seul noyau sexuel très gros qui devient susceptible de fournir par deux bipartitions successives quatre noyaux embryonnaires de structure normale. L'ensemble de ces phénomènes se montre avec beaucoup de netteté dans le *Phragmidium Rubi* et le *Phragmidium subcorticium*, et dans toutes les espèces hétéroïques. Dans les espèces monoïques raccourcies, la division simultanée ne commence qu'au moment ou peu avant la formation des appareils autres que la spermogonie.

La notion de l'origine des noyaux, telle que nous venons de l'établir, peut servir, dans certains cas, à vérifier les phénomènes d'hétérocécie. C'est ainsi que nous avons fait entrevoir que les *Melampsora* et les *Cronartium*, qui commencent leur végétation par une division simultanée, ne représentent qu'une partie du développement. Il n'est, en effet, aucune espèce qui débute autrement que par une division indirecte normale ; du moins nous n'en connaissons pas d'exemple.

Dans chaque espèce, il faut donc admettre qu'il existe une division indirecte normale fournissant des cellules avec un seul noyau et une division indirecte simultanée donnant des articles avec deux noyaux.

Si maintenant nous rapprochons la division indirecte du noyau des Urédinées de ce que nous a appris M. Guignard de la karyokinèse chez les plantes Phanérogames, nous pouvons assimiler le cordon chromatique à celui qui fournit les vingt-quatre chromosomes du *Lilium Martagon*. La présence de deux chromosomes constitue ici la seule dif-

férence essentielle dans la marche du processus. La similitude avec les animaux est encore plus évidente ; elle est conforme aux observations de Van Beneden, Hertwig, Boveri, etc., chez l'*Ascaris megalcephala univalens* ; la formation des chromosomes a lieu de la même façon (1). Il y a chez les Urédinées comme chez l'*Ascaris* deux chromosomes.

En ce qui concerne la question des centrosomes dont le rôle a été d'abord soupçonné par MM. Flemming, Van Beneden, Vedjovsky, Rabl, Boveri, et élucidé par Fol chez les animaux et par M. Guignard chez les plantes Phanérogames, nous ne saurions dire avec certitude s'il en existe. S'il y en a, ils doivent être très petits, et c'est peut-être pour cette raison qu'ils ont échappé à notre observation.

#### B. — APPAREIL VÉGÉTATIF.

Sous ce titre, nous résumerons nos observations sur le mycelium et les suçoirs ; nous verrons ensuite l'action du parasite sur la plante hôte.

*Mycelium.* — Le mycelium ou thalle se compose de filaments cloisonnés plus ou moins rameux qui parcourent les espaces intercellulaires et qui se fixent çà et là aux cellules de la plante hôte à l'aide de suçoirs.

Les filaments sont eux-mêmes formés de cellules et d'articles ; ces deux formations dépendent, comme nous venons de l'indiquer, du mode de division indirecte des noyaux. Les cellules dérivent de la division normale ; les articles, de la division simultanée. Dans chaque espèce, au début de la végétation, il n'existe entre les cloisons qu'un seul noyau ; plus tard, on en trouve régulièrement deux. Dans les deux cas, quand, par exception, il en existe un plus grand nombre, ils paraissent dériver de la division directe. Ainsi, dans les espèces qui ont quatre

(1) Consulter Guignard, *Loc. cit.* ; Henneguy, *Loc. cit.*



appareils de fructification, la première partie du développement est normalement représentée par des cellules, tandis que la seconde l'est par des articles. On pourra étudier très avantageusement ce phénomène dans les espèces hétéroïques. Dans les espèces monoïques raccourcies, où les appareils apparaissent en même temps, on a à la fois des cellules et des articles. Il est probable que, dans ce cas, on a affaire à différents stades du développement. Enfin, quand il n'y a qu'un appareil téléutosporifère, on ne trouve régulièrement que des cellules (*P. Buxi*, *P. Malvacearum*). Cette différence de structure nous a préoccupé au début de nos recherches ; elle ne devait recevoir son explication que par l'étude des phénomènes de karyokynèse dont nous venons d'exposer les résultats.

Les filaments qui persistent d'une année à l'autre dans les tissus vivants, comme chez le *Gymnosporangium clavariæforme*, diffèrent souvent de ceux qui envahissent les organes annuels, d'abord par leur diamètre qui est plus grand, puis par leur membrane qui est plus épaisse. Néanmoins ces différences sont loin d'être constantes. Ainsi, dans le *Gymnosporangium Sabinæ*, qui hiberne sur les rameaux de la Sabine, nous n'avons pu établir aucune différence entre les filaments de l'année et ceux qui avaient persisté dans les parties vivaces de l'écorce.

En dehors de l'exemple que nous venons de citer, les tubes ont une paroi mince qui ne se colore pas sous l'influence de l'hématoxyline. Leur diamètre est sensiblement uniforme pour la même espèce ; cependant, il peut subir de légères modifications, suivant que les tissus qu'ils habitent sont plus ou moins serrés (*Ecidium Berberidis*, *Res-tælia cancellata*, etc.).

Les cellules terminales ont généralement un nombre double de noyaux : cela tient à ce que la cloison ne se forme pas immédiatement après la division du noyau ; c'est à ces cellules qu'il faut s'adresser de préférence pour étu-

dier les phénomènes de karyokinèse. Elles renferment un protoplasme abondant qui devient de plus en plus vacuolaire au fur et à mesure qu'on s'éloigne de l'extrémité et qui finit par disparaître dans les cellules âgées : c'est là un phénomène d'ordre général qui se produit dans toutes les plantes.

*Suçoirs.* — Ces organes sont tout aussi bien développés que chez les Péronosporées. Ils existent dans toutes les espèces avec des formes très variables ; ils peuvent être vésiculaires, claviformes, spiralés, dichotomiques, branchus ou pelotonnés de diverses façons à l'intérieur des cellules hospitalières. Leur structure rappelle celle des cellules du mycelium, avec lesquelles ils communiquent, à l'aide d'un pédicule creux et étroit, lequel est très facile à observer dans les *Gymnosporangium*, *Coleosporium*, *Melampsora*, *Puccinia*, etc.

Quand le suçoir a traversé la membrane de la cellule hospitalière, il a une tendance très marquée à se porter du côté du noyau, et non seulement il fréquente son voisinage, mais il arrive quelquefois qu'il s'enroule autour de lui, en occasionnant certaines déformations. Il peut ainsi détourner avantageusement les produits de son élaboration, ce qui nous fait voir combien sont intimes les relations qui existent entre le parasite et son hôte.

*Action du parasite sur la plante hospitalière.* — Le parasite exerce surtout son action par l'intermédiaire des suçoirs, autour des points où se développent les appareils de fructification ; il se localise dans le parenchyme, rarement dans le sclérenchyme et le bois.

La présence des suçoirs dans les cellules ne les empêche pas de vivre ; elles conservent leur noyau et peuvent végéter encore quelque temps. Le noyau finit néanmoins, tôt ou tard, par perdre son contour régulier et sa chromatine ; par suite, la cellule cesse d'accomplir

ses fonctions. Parfois le contenu de la cellule est complètement désorganisé ; il se compose d'une masse granuleuse, jaunâtre, provenant très probablement de la destruction des produits du protoplasme : c'est ce qu'on observe dans les cellules malades du *Lycopsis arvensis* et des aiguilles du *Pinus silvestris*. Le plus souvent, le parasite stimule l'allongement et le cloisonnement des cellules ; il en résulte une hypertrophie des tissus qui se manifeste de diverses façons. Quand le mycelium envahit toute la plante, l'hypertrophie est générale ; c'est ainsi qu'agit l'*Endophyllum Euphorbiæ-silvaticæ* sur son support ; les feuilles de l'Euphorbe sont larges et épaisses, les tiges sont trapues et ne portent généralement pas de fleurs ; ce phénomène est comparable à l'effet que produisent certaines Ustilaginées sur l'étamine et l'ovaire (1). Si, au contraire, le mycelium reste localisé autour d'un point déterminé, il se produit à cet endroit une sorte de galle ou d'épaississement. Cet épaississement peut devenir considérable sur les rameaux de Genévrier où hiberne le *Gymnosporangium*, et même très appréciable sur les tiges et les feuilles d'un grand nombre d'autres plantes attaquées, telles que l'Epine-vinette, le Poirier, le Sorbier, le Crataegus, etc... En un mot, le mycelium trouble l'arrangement normal des cellules ; il les dissocie, les épuise, soit directement, soit après cloisonnement, et amène, après un temps plus ou moins éloigné, la mort de l'organe.

(1) Consulter P.-A. Dangeard. *La reproduction sexuelle des champignons*. Loc. cit., p. 247.

## C. — APPAREIL FRUCTIFÈRE.

On distingue quatre appareils de fructification, savoir :

Spermogonie.

Ecide.

Sores { Urédospores.  
          { Téléutospores.

Nous résumerons ce qui a trait à chacun d'eux ; mais, avant d'entrer en matière, une remarque est ici nécessaire. Aujourd'hui, on connaît un certain nombre de champignons qui vivent en parasites sur les Urédinées ; ainsi, dans les écides, on en trouve une espèce qui produit, entre les spores, un appareil conidien ; on est porté à faire une fausse détermination. C'est ainsi que M. Vuillemin (1), étudiant l'*Endophyllum Sempervivi* et le *Peridermium Pini*, a attribué cet appareil à l'Urédinée, alors qu'en réalité il s'agissait d'un parasite qui n'avait pas échappé à l'observation de Tulasne et qui avait reçu de lui le nom de *Sphæria lepophaga* (2). C'est ce même parasite que nous avons décrit dans une note précédente sous le nom de *Tubercularia persicina* Ditm. (3). Il n'y a donc pas lieu de nous y arrêter.

*Spermogonie.* — Les spermogonies des Urédinées ont été confondues pendant longtemps avec les sphéries des Pyrénomycètes ; c'est à Tulasne que l'on doit de connaître leur véritable nature et leur morphologie.

La paroi consiste en un feutrage duquel se dresse une

(1) Vuillemin (Paul). Sur l'existence d'un appareil conidien chez les Urédinées. *Loc. cit.*

*Æcidiconium*, genre nouveau d'Urédinées. (Comptes rendus, 2<sup>e</sup> semestre 1892, p. 966.)

(2) Tulasne. *Loc. cit.*

(3) Sappin-Trouffy. *Loc. cit.*

série de tubes droits et parallèles présentant à leur base une cloison transversale. A l'intérieur de chacun des tubes, il existe un protoplasme dense, vacuolaire, au milieu duquel se trouve logé un noyau dont la structure est la même que dans le thalle d'où il tire son origine.

Voyons maintenant comment naissent les spermaties (fig. 3). La papille qui va s'isoler et constituer la spermatie s'établit au sommet du tube ; elle est ovale et contient un protoplasme transparent ; elle est reliée au tube par un petit étranglement. A ce moment, le noyau se déplace et se porte vers la papille ; en même temps il entre en voie de division ; cette division se fait suivant le mode indirect ; le nucléole est abandonné sur l'un des côtés et ne tarde pas à disparaître ; les deux chromosomes sont petits, parallèles ou en forme d'X. La division se produit dans le plan perpendiculaire au grand axe, de telle sorte que le noyau-fille supérieur se trouve accolé à l'étranglement ; les deux chromosomes secondaires s'y engagent, et quand ils sont arrivés dans la spermatie, ils se fusionnent en un seul noyau qui peu après reprend sa structure normale. Pendant ce temps, l'étranglement se resserre et la spermatie n'est plus rattachée que par un mince pédicule qui finit par se rompre.

Le noyau-fille inférieur revient vers le centre du tube et s'organise comme un noyau à l'état de repos ; lorsqu'une seconde papille se formera au-dessous de la première, il subira une nouvelle bipartition. Il se forme successivement, de la manière qui vient d'être indiquée, un certain nombre de spermaties ; mais chacune d'elles n'emporte qu'un seul noyau qui peut se diviser plus tard.

Les mêmes phénomènes se répètent de même pour tous les tubes, si bien qu'un grand nombre de spermaties deviennent libres au sommet de l'appareil, tout en restant incluses dans une matière mucilagineuse.

Les spermogonies d'un grand nombre d'espèces ont la

forme d'une poire; l'ouverture du sommet peut être garnie de cils courts (*Uromyces Erythronii*) ou ornée d'un pinceau de longs poils raides et dressés (*P. Graminis*, *P. Poarum*, *P. Liliacearum*, *Gymnosporangium*, *Endophyllum*). Ces poils sont étroits, pointus et pourvus d'une cloison à leur base; dans leur contenu, qui est granuleux, on distingue un ou deux noyaux.

*Ecide.* — Les processus de division qui accompagnent la formation des écidiospores sont absolument différents de ceux que nous venons d'indiquer dans la spermogonie. Le filament sporifère, au lieu de n'avoir qu'un seul noyau, en contient normalement deux qui se divisent en même temps et au même niveau, ce qui fait que les spores emportent deux noyaux d'origine différente (fig. 5). Ces noyaux, en raison de leur volume qui est presque aussi grand que le diamètre du filament sporifère, sont d'abord superposés; mais, au moment de la division, la charpente chromatique se contractant, ils se portent dans le même plan horizontal. Les nucléoles sont gros et rejetés sur le côté; ils présentent au centre un point brillant qui paraît correspondre à une vacuole. Les deux figures karyokinétiques sont généralement parallèles entre elles et à l'axe du tube; cependant, elles ont quelquefois l'aspect d'*X* ou de *V*; elles renferment chacune deux chromosomes dont la scission a lieu suivant l'équateur, de sorte que les deux noyaux-filles supérieurs se portent au sommet granuleux du filament et s'isolent à l'aide d'une cloison transversale; les deux autres restent dans le filament sporifère.

La cellule terminale qui vient de s'isoler n'est pas la spore; elle divise bientôt ses noyaux chacun en deux autres qu'une cloison oblique ou transversale isole: les deux inférieurs dans une petite cellule; les deux supérieurs dans une grande cellule. La petite cellule a la même origine que le pédicelle de l'urédospore et corres-

pond à la cellule intercalaire des auteurs ; la grande cellule forme l'écidiospore. Il se produit successivement de la même manière une certaine quantité d'écidiospores à l'extrémité d'un même filament sporifère, séparées par autant de cellules intercalaires qui sont généralement aplaties ou cunéiformes (*P. Graminis*, *P. Rubigo-vera*, *P. Violæ*, *P. Poarum*, *P. Anemone*, *Phrag. Rubi*, *Phrag. subcorticium*, *Cæoma Evonymi*, *Cæoma Arij*, *Endophyllum Euphorbiæ-silvaticæ*, *Peridermium Pini*, *Ur. Erythronii*), ou bien allongées en cylindre (*Gym. Sabinæ*, *Gym. clavariæforme*).

Les cellules du pseudo-peridium sont les homologues des cellules qui engendrent les écidiospores ; elles restent entières et emportent du filament générateur deux noyaux, lesquels perdent généralement la propriété de se diviser une seconde fois ; leur contour devient indécis et ils se placent contre la paroi de la cellule. Ces cellules sont polyédriques et intimement unies par leurs faces latérales de manière à constituer une enveloppe continue ; leur paroi externe a l'aspect d'un fin gaufrage ; elle s'épaissit fortement dans les *Gymnosporangium*.

A la maturité, le pseudo-peridium s'ouvre par des fentes latérales dans le *Gym. Sabinæ* ou par un pore terminal dans le *Gym. juniperinum* ; il se réduit en lanières dans le *Gym. clavariæforme* ; enfin dans les autres espèces il laisse échapper les écidiospores par une large déchirure qui se produit au sommet. Dans toutes les espèces, il est accompagné d'une masse de filaments stériles qui viennent en aide pour la dissociation de l'épiderme et des cellules de parenchyme de la plante hospitalière ; dans le *Peridermium Pini*, on trouve en outre sur les côtés une couronne de poils stériles renflés à leur extrémité.

Le pseudo-peridium manque chez les *Phragmidium* et les *Cæoma* ; par suite, les écidiospores deviennent libres aussitôt la rupture de l'épiderme. Dans ces dernières espèces

et le *Peridermium Pini*, l'écide est aplatie et s'établit immédiatement au-dessous de l'épiderme ; dans les espèces au contraire pourvues d'un pseudo-peridium, elle se forme plus ou moins profondément dans les tissus de la plante.

Les écidiospores se détachent en chapelet à l'extrémité du filament sporifère ; elles sont d'abord polyédriques ; puis, au moment de leur mise en liberté, elles deviennent sphériques ou elliptiques. Leur contenu est formé d'un protoplasme à larges mailles, au milieu duquel on distingue deux gros noyaux nucléolés, isolés ou placés côte à côte sans se fusionner. Dans les jeunes spores, les nucléoles se montrent quelquefois sur le côté de la substance chromatique ; mais plus tard, lors de la formation de la membrane nucléaire, ils sont toujours ramenés à l'intérieur des noyaux, de sorte qu'il est impossible de les confondre avec ces corpuscules spéciaux qui ont reçu le nom de centrosomes et d'élaïoplastes. La paroi de la spore comprend une exospore qui porte de fines épines et une endospore ; à l'extérieur, on trouve les restes de la membrane primitive du tube. L'exospore présente de 8 à 12 pores germinatifs qui correspondent à autant de points transparents ; elle est très épaisse chez les *Gymnosporangium* et l'épaississement paraît être en relation étroite avec la persistance du pouvoir germinatif qui se manifeste dans ces sortes de spores.

Les cellules intercalaires, au contraire, perdent peu à peu leur protoplasme ; les noyaux se désorganisent et deviennent très petits ; finalement, la paroi se gélifie et les écidiospores deviennent libres au sommet de l'écide. Cette gélification a lieu de bonne heure chez les *Phragmidium* et les *Cæoma*.

L'écidiospore, semée à la surface de l'eau, ne tarde pas à germer ; le protoplasme se gonfle et proémine en papille à travers les pores. Il peut y avoir un certain nombre de papilles, mais une seule se développe normalement en un filament : c'est celle qui reçoit les noyaux. Dans les *Gym-*



*nosporangium*, la germination est tardive et difficile à obtenir ; il faut attendre quelquefois longtemps ; mais le filament germinatif se comporte partout de la même façon. Il est le point de départ d'un thalle composé d'articles à deux noyaux d'origine différente.

Le protoplasme de la spore passe entièrement dans le filament, entraînant les deux noyaux (fig. 6). Ceux-ci, en raison de leur diamètre qui est presque aussi grand que celui du tube, cheminent quelque temps l'un au-dessous de l'autre ; mais, au moment de la division, ils se contractent, expulsent leurs nucléoles et prennent place au même niveau. La division a lieu en même temps et perpendiculairement au grand axe. A chacun des pôles, il se constitue un couple de noyaux-filles qui s'écartent progressivement de l'équateur et qui, en même temps qu'ils acquièrent les caractères des noyaux à l'état de repos, se superposent en une seule file. Plus tard, entre les deux couples, il s'établit une cloison transversale délimitant des articles à deux noyaux. Dans la plupart des germinations qu'on obtient sur l'eau, la cloison transversale manque parce que le protoplasma se détruit avant sa formation. Mais ce ne sont pas là les phénomènes de la germination normale.

Les articles qui correspondent à ce stade de développement dans les tissus de la plante hospitalière, présentent régulièrement deux noyaux. Le protoplasme, dans sa marche continue à l'extrémité du tube, ne pouvant se régénérer, devient de plus en plus vacuolaire et s'isole à la base à l'aide d'une ou de plusieurs cloisons. Quand, sur le trajet du filament, il se produit une vésicule, le protoplasme s'y condense et y entraîne les noyaux. Ces vésicules germent en donnant un tube plus grêle que le filament générateur ou une seconde vésicule. Ces formations ne se rencontrent pas dans la plante hospitalière ; elles ne paraissent se produire que si le filament émerge du liquide dans lequel la spore est plongée pendant la germination.

Dans l'*Endophyllum Euphorbiæ-Silvaticæ*, la prétendue corbeille à téléutospores se comporte, au point de vue histologique, comme une écide. La présence d'un promycelium lors de la germination en fait la seule différence. Mais cette formation, contrairement à ce qu'on pourrait croire, est absolument indépendante de tout phénomène de fécondation. La spore contient, comme toute écidiospore, deux gros noyaux nucléolés, entourés d'un protoplasme à larges mailles (fig. 61). Arrivés dans le promycelium, ces noyaux se comportent comme dans un simple filament germinatif, c'est-à-dire qu'ils se divisent simultanément au même niveau du tube ; seulement, au lieu d'une seule cloison médiane accompagnant la double figure karyokinétique, il s'en forme de chaque côté deux autres qui isolent les noyaux de chacun des couples polaires. Le promycelium se trouve ainsi divisé en quatre cellules uninucléées qui fournissent chacune une sporidie. En conséquence, les phénomènes de division simultanée commencés dans les filaments sporifères se trouvent brusquement arrêtés par l'apparition des sporidies. Chaque sporidie se détache emportant un des noyaux, et recommence, comme s'il s'agissait d'une téléutospore, une nouvelle végétation. La plante, grâce à ce mode particulier de germination, supplée au défaut de fécondation et se reproduit de génération en génération par un procédé bien différent des autres espèces. Son évolution représente la première partie du développement d'une espèce hétéroïque.

Malgré les difficultés que présentait cette étude, on voit que nous sommes arrivé à reconnaître, d'une part, que les noyaux des sporidies n'avaient pas la même origine, ce qui enlève toute idée de comparaison avec la germination d'une téléutospore où les sporidies ont toutes la même valeur ; d'autre part, que les caractères histologiques de l'*Endophyllum* sont les mêmes que dans une écide.

**Sore à urédospores.** — Le sore est le siège des mêmes phénomènes de division simultanée que l'écide ; la principale différence réside dans le mode de cloisonnement. La cellule hyméniale ou tube générateur de l'urédospore, au lieu de détacher un fragment terminal, fournit ici à sa surface une papille qui reçoit, par division indirecte, deux noyaux de la cellule-mère (fig. 8). La papille s'allonge de plus en plus et s'isole à la base par une cloison. Chacun des noyaux de la papille subit, en même temps, une dernière bipartition transversale accompagnée de la formation d'une cloison délimitant le pédicelle de la spore : spore et pédicelle ont donc chacun deux noyaux. Le même tube peut fournir par le même procédé deux ou trois urédospores. Nous avons observé ce mode de formation dans les *Uromyces*, *Puccinia*, *Triphragmium*, *Phragmidium*, *Melampsora* et *Cronartium* ; chez les *Coleosporium*, le développement est identique à celui des *Cæoma*. Dans tous les genres, le nombre des noyaux est en relation étroite avec celui des filaments germinatifs. L'urédospore manque chez les *Gymnosporangium* et les *Endophyllum*.

Les noyaux de l'urédospore augmentent considérablement de volume ; ils présentent la même structure que dans l'écide correspondante, et ils sont reliés par des trainées de protoplasme à la couche pariétale. Dans le pédicelle, au contraire, ils conservent leur taille primitive et ne tardent pas à disparaître ; cependant, ils peuvent quelquefois rester visibles après la chute de la spore (*Uromyces*, *Puccinia*, *Phragmidium*). Les paraphyses, souvent très longues, ne renferment que deux noyaux. Elles sont cylindriques ou claviformes (*Uromyces*, *Puccinia*, *Phragmidium*, *Triphragmium*), capitées (*Melampsora*) ou réunies en un pseudo-peridium et cloisonnées (*Melampsora betulina*, *Cronartium flaccidum*).

Les fructifications s'établissent au-dessous de l'épiderme qu'elles refoulent sur les côtés pour se montrer à l'exté-

rieur, et ce n'est que par exception qu'elles peuvent se former à l'intérieur des tissus de la plante hospitalière (*P. Porri*).

La cutinisation de la spore est généralement plus intense que dans l'écidiospore ; le nombre des pores est également moins élevé, il varie de deux à huit ; ces ouvertures sont sphériques ou elliptiques et creusées dans l'épaisseur de l'exospore. Il arrive souvent que le protoplasme s'y avance en guise de bouchon entouré par l'endospore (*P. Graminis*) (fig. 16). La surface est garnie de fines épines. On peut même voir, à l'extérieur de l'exospore, la membrane primitive qui reste incolore par l'action des réactifs.

La germination est identique à celle des écidiospores ; il n'y a jamais formation de sporidies. Le tube germinatif est simple ou ramifié ; il présente quelquefois des vésicules à paroi épaisse où l'iode donne une coloration bleue caractéristique de l'amidon (*Pu. Graminis*).

La division des noyaux est simultanée, et le thalle qui en résulte est composé de noyaux dérivant de deux souches différentes.

*Sore à téléutospores.* — La téléutospore est le point où se terminera la division simultanée ; dans chacune des loges, les noyaux se fusionnent deux à deux en un seul noyau sexuel qui devient le point de départ d'une nouvelle division normale.

La formation des téléutospores débute par les mêmes divisions et le même mode de cloisonnement que l'urédospore ; ce n'est que plus tard que surviennent certaines modifications qui servent à caractériser les genres et dont nous allons examiner les principaux caractères.

Lorsque les téléutospores sont unicellulaires comme chez les *Uromyces*, il est impossible de les distinguer au début des urédospores ; le développement se produit de la même façon. La spore, comme le pédicelle, possède deux

noyaux. Ces noyaux, dans la spore, sont placés à l'intersection des mailles d'un protoplasme trabéculaire et à quelque distance l'un de l'autre.

Quand les téléutospores sont bi-cellulaires comme chez les *Puccinia* et les *Gymnosporangium*, les premiers stades de développement sont aussi identiques à ceux de l'urédospore ; la téléutospore se complète ensuite par une dernière division transversale et simultanée des noyaux de la spore, avec formation d'une cloison au milieu. Chaque loge se trouve ainsi tout naturellement constituée avec deux noyaux d'origine différente. Chez les *Puccinia*, les noyaux n'ont en général qu'un volume relativement faible, tandis que chez les *Gymnosporangium* ils peuvent atteindre la taille de ceux de certaines Phanérogames (*Gymnospor. clavariæforme*). Ils occupent le centre de chacune des loges.

Jusqu'ici le développement est exclusivement basifuge ; mais dans la téléutospore à trois cellules des *Triphragmium*, il est à la fois basifuge ou basipète, suivant qu'on s'adresse pour l'étudier au *Triph. Isopyri* ou au *Triph. Ulmaræ*.

Examinons d'abord le *Triphragmium Isopyri*.

Dans cette espèce, les deux premières loges se forment comme chez les *Puccinia* ou les *Gymnosporangium* ; les modifications qui surviennent sont entièrement liées au mode de division de la loge supérieure. La division a lieu non plus transversalement, mais longitudinalement, de sorte que la cloison qui s'établit perpendiculairement à la double figure karyokinétique, isole à droite et à gauche deux nouvelles cellules. On obtient ainsi par ce mécanisme trois cellules disposées en triangle.

Dans le *Triphragmium Ulmaræ*, les choses sont un peu différentes. Les divisions se succèdent dans les noyaux-filles inférieurs, et le développement est basipète. C'est la cellule terminale qui se forme la première. La division

qui lui donne naissance s'effectue suivant le procédé général. La seconde cellule s'établit au-dessous de la première et la rejette sur le côté. Elle résulte d'une division simultanée oblique accompagnée d'une cloison perpendiculaire. Enfin, la téléutospore se complète par une dernière bipartition des noyaux-filles inférieurs, avec formation d'une cloison transversale délimitant la cellule inférieure du pédicelle. La disposition des cellules est la même que dans le *Triphragmium Isopyri* ; il n'y a de changé que l'ordre de parenté des noyaux.

Dans les deux espèces, les noyaux des loges sont gros et renferment de très beaux nucléoles ; le protoplasme qui les entoure est disposé en un réseau à larges mailles.

Si les loges sont disposées en série linéaire comme chez les *Phragmidium*, les cloisons, comme les divisions, se succèdent, ainsi que dans le *Triphrag. Ulmariae*, de haut en bas ; mais elles sont toutes perpendiculaires au grand axe du tube, de sorte que les noyaux des différentes loges se trouvent nettement disposés sur deux rangées parallèles et restent ainsi placés jusqu'au moment de la fécondation.

Cette disposition nous donne bien l'idée de la marche parallèle des noyaux de la plante à partir de l'écide. Elle tient à ce fait que les loges sont plus larges que hautes, ce qui permet aux noyaux de rester en place après la division. Dans les autres parties du développement, les noyaux du même article étant superposés à cause de l'étroitesse du filament, on dirait qu'ils dérivent du même noyau ; cependant les choses se passent de la même façon, mais en sens inverse.

Ici les noyaux des loges atteignent à peu près la taille de ceux des *Triphragmium* ; ils sont reliés à la face pariétale par de larges trabécules de protoplasme.

Les *Melampsora* ont le même développement que les *Uromyces* ; mais la cellule pédicellaire ne subit pas d'élon-

gation, ce qui fait que la téléutospore reste cachée au-dessous de l'épiderme. Les noyaux de la spore n'ont en général qu'un faible volume; ils occupent le centre de la cellule et sont entourés d'un protoplasme abondant.

Le *Thecopsora* représente une téléutospore de *Melampsora* divisée longitudinalement en quatre loges par deux cloisons en croix; de plus, les téléutospores sont logées à l'intérieur des cellules épidermiques. Les noyaux occupent la base de chacune des loges; ils n'ont ici qu'un petit volume.

Chez les *Cronartium*, les différentes loges de la ligule se forment en série à l'extrémité de filaments sporifères courts et claviformes comme les cellules initiales des écidiospores. Mais, comme il n'y a pas formation de cellules intercalaires qui sont des agents de désarticulation, les différentes loges restent réunies en une petite colonne. Les noyaux des différentes loges sont superposés et quelquefois à une grande distance l'un de l'autre; le protoplasme forme un réseau à petites mailles.

Enfin, nous arrivons aux *Coleosporium*. La téléutospore ressemble à celle des *Melampsora*, quant au développement; mais, lors de la germination, il y a formation d'un promycelium interne, comme chez les Protobasidiomycètes, et la téléutospore est une probaside. Les noyaux sont volumineux et très rapprochés; ils sont entourés d'un protoplasme très dense. Dans les replis chromatiques, on distingue une rangée de petits grains de chromatine réunis par une substance transparente, la linine. Les nucléoles présentent un point brillant au centre.

Dans tous les genres, les divisions se succèdent avec intervalle de repos; les figures karyokinétiques ont chacune deux chromosomes; par suite, il ne se produit, avant la fécondation, aucune réduction de la substance chromatique.

Au fur et à mesure que les téléutospores se forment, le

protoplasme se recouvre d'une membrane propre qui se divise en endospore et exospore. L'épaississement de l'exospore est en rapport avec la persistance du pouvoir germinatif. C'est ainsi que les *Uromyces*, les *Puccinia*, les *Triphragmium*, les *Phragmidium*, les *Melampsora* et les *Thecopsora*, qui passent l'hiver sans germer, se protègent contre les intempéries des saisons au moyen d'une forte exospore qui se laisse difficilement pénétrer par les réactifs, tandis que chez les *Gymnosporangium*, les *Cronartium* et les *Coleosporium* qui germent immédiatement, la cutinisation est très faible ou même nulle.

La surface est variqueuse chez les *Phragmidium* et les *Triphragmium* ; elle est lisse dans tous les autres genres, si ce n'est dans le *P. Anemone* où elle est garnie de petites épines.

En ce qui concerne le nombre et la position des pores, nos observations n'ont fait que contrôler les observations de Tulasne ; il n'est donc pas nécessaire d'y revenir. Nous passons aux phénomènes de fécondation.

#### D. — FÉCONDATION.

Nos premières recherches sur la fécondation n'ont été admises qu'avec une certaine réserve. Il s'agissait, pour lever tous les doutes, de démontrer que les noyaux copulateurs étaient d'origine différente et qu'il y avait réduction de la substance chromatique. C'est ainsi qu'à la suite de nos publications, d'il y a trois ans, M. Strasburger écrivait (1) : « Si les noyaux qui se mêlent ainsi provenaient de parties de la plante éloignées dans le développement, on pourrait voir dans cette fusion un rétablissement d'équi-

(1) Strasburger : *Ueber periodische Reduktion der chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen*. (Biologisches Centralblatt, 1894, p. 864.)



libre nécessaire à la conservation de l'espèce. Cette fusion des noyaux serait, en fait, comparable, dans ses effets physiologiques, à une fécondation. Mais, jusqu'à présent, il n'est pas démontré que ces noyaux aient une origine différente, et qu'ils ne soient pas semblables ; et peut-être ne faut-il voir dans cette fusion qu'un phénomène en rapport avec un redoublement de l'activité des processus de nutrition dont cette cellule est le siège ; et que, plus tard, quand nous avons présenté à l'Académie un mémoire intitulé : « *Recherches histologiques sur les Urédinées* », le Rapporteur du prix Desmazières faisait observer que la fusion des noyaux dont la téléutospore est le siège, ne pouvait être regardée, sans plus ample informé, comme un phénomène sexuel ; il ajoutait que la réduction de la substance chromatique apporterait à nos observations un argument décisif (1). »

Nous avons eu la satisfaction d'établir l'origine différente des noyaux copulateurs et la réduction de la substance chromatique ; donc, la fécondation des Urédinées est absolument comparable à celle des animaux et des plantes supérieures.

Il est facile de s'en convaincre en examinant avec nous :

1° *Origine des noyaux copulateurs.* — Les noyaux qui se fusionnent, à la fin de la végétation, dans la téléutospore, sont nettement d'origine différente : nous l'avons établi plus haut à l'aide d'une figure schématique. Ils appartiennent à deux séries parallèles : c'est le résultat de la division simultanée. Le point d'origine est souvent même très éloigné du point de fusion. (Voir les espèces qui ont quatre appareils de fructification.)

2° *Structure des noyaux copulateurs.* — Avant la fécondation, on n'observe dans la marche de la division aucune

(1) Comptes rendus, 17 décembre 1894.

réduction de la substance chromatique; les noyaux en présence sont *entiers*, c'est-à-dire qu'ils renferment chacun deux *chromosomes*. Ces noyaux ont une taille relativement élevée et renferment de gros nucléoles; ils ont une parfaite similitude; du moins la méthode des doubles colorations ne permet pas d'établir de différence. Mais cette similitude ne saurait être un argument contraire à notre thèse. Il est des cas, par exemple celui des Conjuguées, où, d'après les observations de M. Klebahn, les deux noyaux en présence présentent la même taille et la même structure (1); cependant, leur fusion n'en constitue pas moins un véritable phénomène sexuel admis par tout le monde.

Si l'on admet ce phénomène comme évident chez les uns, pourquoi ne pas l'admettre chez les autres? Pourquoi demander, par exemple, que l'un des noyaux soit plus petit et l'autre plus gros? Ces différences existeraient-elles qu'on ne pourrait y ajouter une grande importance, puisqu'il est démontré, aujourd'hui, chez les animaux comme chez les plantes supérieures, que les deux éléments nucléaires (mâle et femelle) renferment le même nombre d'unités ou chromosomes; et, à ce sujet, il nous paraît intéressant de rappeler ce passage de M. Guignard (2): « Si, dit-il, le noyau mâle se colore plus vivement par les réactifs de la nucléine, c'est parce qu'on le trouve presque toujours plus petit que le noyau femelle; mais lorsqu'on l'examine au moment de l'entrée en division, on constate que ses segments chromatiques ne sont ici ni plus longs ni plus épais que ceux de l'autre noyau, et que bientôt aucun réactif ne permet de les distinguer de ceux qui proviennent du noyau femelle; de sorte que si l'on compare les deux noyaux à des états réellement comparables, on

(1) Klebahn. *Loc. cit.*

(2) Guignard. *Loc. cit.*, p. 197.

n'observe à cet égard aucune différence ». De cette observation il résulte que l'idée d'équivalence paraît d'autant plus rationnelle chez les Urédinées que les noyaux en question sont toujours placés dans les mêmes conditions, puisqu'ils habitent la même loge, auquel cas l'un d'eux, celui qui représente l'élément mâle, n'a à effectuer dans le monde extérieur, pour venir à la rencontre de l'élément femelle, aucun déplacement dans lequel la substance chromatique devrait nécessairement s'épuiser ou se contracter et subir une diminution de volume en rapport avec le trajet effectué. En conséquence, il est de toute logique d'admettre ici la similitude des noyaux copulateurs.

3° *Fusion*. — La fécondation se produit à la fin de la végétation, dans les cellules de la téléutospore. Au moment de la fusion, les noyaux copulateurs se portent au contact, et les membranes nucléaires disparaissent. Les deux nucléoles se mélangent en un seul qui devient très gros, alors que les chromosomes, au nombre de quatre, s'unissent en un mince filament nucléaire. Ce filament décrit à la surface un certain nombre de courbes irrégulières qui donnent au noyau un aspect spongieux. Après la fusion, il se forme autour du noyau sexuel une nouvelle membrane et le nucléole devient de moins en moins sensible aux réactifs. Le noyau, ainsi constitué, occupe le centre de la cellule ; il est entouré d'un protoplasme oléagineux très dense qui tranche nettement avec celui des autres spores ; son contour est généralement sphérique (*Uromyces*, *Puccinia*, *Gymnosporangium*, *Triphragmium*, *Phragmidium*, *Melampsora*, *Thecopsora*, *Cronartium*), rarement elliptique (*Coleosporium*).

La pénétration des éléments nucléaires est toujours complète ; de plus, comme chaque noyau apporte deux chromosomes, il en résulte que la substance chromatique se trouve doublée et le volume du noyau sexuel

augmenté. Une fois la fécondation opérée, l'œuf reste pendant un temps plus ou moins long à l'état de repos et germe en donnant naissance à un promycelium qui porte quatre sporidies.

Notre attention doit maintenant se porter tout entière sur ce promycelium : c'est là que va se produire la réduction de la substance chromatique.

4° *Germination de l'œuf*. — Le promycelium est externe ou interne. Il est externe dans les genres *Uromyces*, *Puccinia*, *Gymnosporangium*, *Triphragmium*, *Phragmidium*, *Melampsora*, *Thecopsora*, *Cronartium* ; il est interne dans le genre *Coleosporium*. Dans les deux cas, la germination suit les mêmes règles et donne naissance au même résultat. Le noyau sexuel est entouré d'un protoplasme granuleux qui devient peu à peu vacuolaire et se divise au centre du promycelium.

5° *Réduction de la substance chromatique*. — La première figure karyokinétique, au lieu de présenter quatre chromosomes, comme ce serait le cas dans une division ordinaire, n'en présente plus que deux ; il y a donc, dans cette division, réduction de moitié du nombre des chromosomes du noyau sexuel. Les deux chromosomes sont monilliformes et placés à droite et à gauche d'un axe de substance amorphe qui sert d'axe à la division. Leur volume est deux fois plus grand que dans les noyaux végétatifs ; cependant la division n'en présente pas moins la même marche, les mêmes caractères.

A peine cette division est-elle achevée, que les noyaux de la première génération commencent une nouvelle bipartition. Ces noyaux ne passent donc pas à l'état de repos pour compléter par la nutrition leurs éléments ; la substance chromatique reste compacte et n'augmente pas de volume ; il n'y a pas de nucléole ni de membrane nucléaire. Il en résulte que les chromosomes sont moitié plus petits

que ceux du noyau générateur. A part cela, la division n'offre rien de particulier. Les deux chromosomes se retrouvent dans les noyaux de la seconde génération avec moitié moins de substance chromatique.

En résumé, le noyau sexuel subit deux bipartitions successives : la première est *réductionnelle* du nombre des chromosomes ; la seconde est à la fois *équationnelle* et *réductionnelle* de la substance chromatique, de telle sorte que les quatre noyaux de la seconde génération sont, par rapport au noyau sexuel, des *demi-noyaux*, c'est-à-dire des noyaux de *structure normale*. Ce sont ces noyaux, ainsi réduits, qui passent dans les sporidies et qui deviennent le point de départ des noyaux des nouvelles plantes.

Nous pouvons donc conclure que la fécondation des Urédinées consiste : 1° dans la fusion de deux noyaux entiers et d'origine différente ; 2° dans la réduction de moitié de la substance chromatique.

6° Comparaison de nos résultats avec les phénomènes de fécondation tels qu'ils sont actuellement connus ailleurs.

La réduction de la substance chromatique ressemble complètement à celle qui se produit chez les animaux et les plantes supérieures.

Trois types sont aujourd'hui bien étudiés, d'une part, chez les animaux, l'*Ascaris megalocephala* et le *Pyrrochoris apterus* ; de l'autre, chez les végétaux, le *Lilium Martagon* (1).

Dans l'*Ascaris megalocephala*, il y a, comme chacun sait, deux variétés : l'*Ascaris megalocephala bivalens* et l'*Ascaris megalocephala univalens*. Comme les phénomènes de réduction sont les mêmes dans les deux types, nous choisirons comme exemple le type le plus simple, celui dont les cellules du corps renferment deux chromosomes, comme chez les Urédinées. D'après M. Hertwig, lorsque l'ovule

(1) Consulter Guignard et Henneguy. *Loc. cit.*

approche de la maturité, le noyau entre en voie de division et se porte à la périphérie. Après la disparition de la membrane nucléaire, le noyau présente quatre chromosomes disposés à l'équateur du premier fuseau de direction qui est perpendiculaire à la surface de l'ovule. Bientôt, en face du fuseau, se produit un bourgeon arrondi, dans lequel pénètre la moitié supérieure du fuseau. Le bourgeon se sépare ensuite par un étranglement de l'ovule et constitue une petite cellule dont le noyau renferme deux chromosomes. Dans l'ovule, il reste l'autre moitié du fuseau avec également deux chromosomes. Puis, sans s'entourer d'une membrane nucléaire, ni passer à l'état de repos, ce noyau subit immédiatement une nouvelle division. Le fuseau de direction se comporte comme le premier, mais il ne possède que deux chromosomes qui se portent en sens opposé vers les pôles, de sorte que le second globule polaire, qui s'établit à côté du premier, n'emporte qu'un seul chromosome. Le second chromosome forme la charpente chromatique d'un noyau qui passe à l'état de repos et qui gagne peu à peu le centre de l'ovule. Ce noyau est le noyau femelle.

Il a subi une réduction de *moitié* du nombre des chromosomes et de la *quantité* de la substance chromatique. Cette réduction est liée, comme on le sait, à la formation de deux globules polaires inégaux, puisque le premier contient un nombre double de chromosomes.

De semblables phénomènes de réduction se retrouvent, d'après le même auteur, lors de la spermatogenèse, avec cette différence que les produits de la division sont égaux, c'est-à-dire que les deux premiers noyaux, sans passer à l'état de repos, se divisent également chacun en deux autres ; par suite, il n'entre dans la constitution de chacun des quatre noyaux des spermatozoïdes qu'un *seul chromosome*. Donc, le noyau mâle et le noyau femelle sont deux *demi-noyaux*. Ce sont ces deux demi-

noyaux qui, en se fusionnant, forment le noyau de la première sphère de segmentation.

Dans ses recherches sur la fécondation du *Pyrrochoris apterus*, M. Henking a aussi remarqué que le noyau de l'ovule comme le noyau de la cellule-mère du spermatozoïde subissent chacun deux bipartitions successives. D'après cet auteur, la première est une division *réductionnelle du nombre des chromosomes*; la seconde, une division *équationnelle*; il nous semble qu'elle est, de plus, *réductionnelle de la quantité de la substance chromatique*. Ces deux divisions sont un peu différentes de celles de l'*Ascaris*; mais elles sont absolument identiques à celles que nous venons d'indiquer dans le promycelium.

Dans le *Lilium Martagon*, M. Guignard a également signalé les phénomènes de réduction qui portent sur le nombre des chromosomes dans les noyaux sexuels au moment de la fécondation.

Chez les Urédinées, avons-nous dit, on trouve à la fois *réduction du nombre des chromosomes* et *réduction de la substance chromatique*. Seulement ces phénomènes, au lieu de précéder la fécondation, la suivent, ce qui ne change rien au résultat : *partout l'œuf conserve les propriétés de l'espèce et les transmet intégralement aux descendants avec le même nombre d'éléments chromatiques*.

En ce qui concerne le rôle que les centrosomes jouent dans la fécondation, les opinions sont encore trop partagées pour en tirer une idée de généralité. Ainsi M. Guignard confirme, chez les plantes vasculaires, le quadrille des centres de Fol, et ses observations sont démonstratives (1). Au contraire, M. Boveri rejette complètement le quadrille des centres, et admet que le centrosome mâle est le seul important, et que c'est lui qui fournit les

(1) Guignard. *Loc. cit.*

centrosomes du premier noyau de segmentation (1). La plupart des autres opinions ne sont plus qu'un compromis entre ces deux théories. Pour plus de détail, on consultera avec profit une note de M. Prenant sur le corpuscule central et la division cellulaire (2).

Chez les Urédinées, ces corps font défaut, ou du moins ils ont complètement échappé à notre observation. Mais si leur présence est aujourd'hui bien démontrée dans quelques types d'animaux et de plantes vasculaires, on est loin d'être aussi avancé dans tous les groupes. Ainsi, chez les Thallophytes, où l'on a suivi la fusion des noyaux sexuels, on n'a pas encore vu de centrosomes nettement caractérisés.

Des phénomènes de fusion ayant une signification sexuelle analogue à celle des Urédinées ont été signalés par M. Dangeard chez les Ustilaginées, les Basidiomycètes et les Ascomycètes (3) : ils ont donc un grand caractère de généralité. Cependant, jusqu'ici, vu la petitesse des noyaux, on n'a pas rencontré, dans ces mêmes groupes, les phénomènes de réduction chromatique dont nous venons de signaler l'existence chez les Urédinées, mais leur importance n'échappera à personne.

(1) Consulter : *Bulletin de la Société belge de microscopie*, n° 10, 6 février 1896, p. 216.

(2) *Revue générale des sciences pures et appliquées*, n° 3, 15 février 1895.

(3) Dangeard. *Le Botaniste*, 3<sup>e</sup> série, 15 janvier 1894.

id. 4<sup>e</sup> série, 25 juillet 1894.

id. id. 25 janvier 1895.

id. id. 1<sup>er</sup> août 1895.

NOTA. Toutes les figures ont été dessinées à la chambre claire avec des objectifs à immersion de Leitz et de Zeiss. Seules, les vues d'ensemble sont semi-schématiques : le contour des cellules a été pris à l'aide d'un faible grossissement.

---





# TABLE DES MATIÈRES

---

	Pages.
Introduction. . . . .	59

## PREMIÈRE PARTIE

CHAPITRE I <sup>er</sup> . — Genre <i>Uromyces</i> <i>Link</i> . . . . .	69
CHAPITRE II. — Genre <i>Puccinia</i> <i>Pers.</i> . . . .	92
CHAPITRE III. — Genre <i>Gymnosporangium</i> <i>Hedwig.</i> . . . .	121
CHAPITRE IV. — Genre <i>Triphragmium</i> <i>Link.</i> . . . .	139
CHAPITRE V. — Genre <i>Phragmidium</i> <i>Link.</i> . . . .	145
CHAPITRE VI. — Genre <i>Melampsora</i> <i>Cast.</i> . . . .	160
CHAPITRE VII. — Genre <i>Thecopsora</i> <i>Magnus.</i> . . . .	173
CHAPITRE VIII. — Genre <i>Oronartium</i> <i>Fries.</i> . . . .	177
CHAPITRE IX. — Genre <i>Endophyllum</i> <i>Lev.</i> . . . .	183
CHAPITRE X — Genre <i>Coleosporium</i> <i>Lev.</i> . . . .	188

## DEUXIÈME PARTIE

### CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET RÉSUMÉ

A. Noyau. . . . .	205
B. Appareil végétatif. . . . .	213
C. Appareil fructifère. . . . .	217
D. Fécondation. . . . .	229



# TABLE DES GRAVURES

	Pages.
FIG. 1. — Filaments végétatifs isolés de l' <i>Uromyces Erythronii</i> (grossissement 900). Réduction 1/5. . . . .	71
FIG. 2. — Spermogonie de l' <i>Uromyces Erythronii</i> (grossissement 500). . . . .	74
FIG. 3. — Tubes sporifères isolés de l' <i>Uromyces Erythronii</i> (grossissement 900). . . . .	75
FIG. 4. — Ecide de l' <i>Uromyces Erythronii</i> (grossissement 450). Red. 1/3. . . . .	76
FIG. 5. — Filaments sporifères isolés de l' <i>Uromyces Erythronii</i> (1500). . . . .	78
FIG. 6. — Germinations : écidiospores de l' <i>Uromyces Erythronii</i> (grossissement 700). . . . .	81
FIG. 7. — Sore de l' <i>Uromyces Betæ</i> (grossissement 450). Réduction 1/2. . . . .	84
FIG. 8. — Divers stades de formation de l'urédospore de l' <i>Uromyces Betæ</i> (grossissement 1200). . . . .	85
FIG. 9. — <i>Uromyces striatus</i> : téléospores (grossissement 450). Réd. 1/4. . . . .	88
FIG. 10. — <i>Uromyces Ficariæ</i> . Urédospores et téléospores (grossissement 450). Réd. 1/4. . . . .	90
FIG. 11. — Mycelium du <i>Puc. Graminis</i> sur une tige d'Avoine (grossissement 600). . . . .	93
FIG. 12. — Section transversale d'une fibre de sclérenchyme (grossissement 900). . . . .	94
FIG. 13. — Spermogonie du <i>Puc. Graminis</i> (grossissement 510). . . . .	95
FIG. 14. — Ecide du <i>Puc. Graminis</i> (grossissement 510). A écidiospore (grossissement 850). Réd. 1/3. . . . .	96
FIG. 15. — Portion de sore : urédospores du <i>Puc. Graminis</i> (grossissement 700). . . . .	97
FIG. 16. — Urédospore isolée du <i>Puc. Graminis</i> (grossissement 1300). . . . .	98
FIG. 17. — Urédospores du <i>Puc. Graminis</i> : germinations (grossissement 450). . . . .	99

FIG. 18. — Uredospores du <i>Puc. Graminis</i> : germinations (suite) (grossissement 450).	101
FIG. 19. — Uredospore du <i>Puc. Graminis</i> : germinations (suite) (grossissement 450).	102
FIG. 20. — Téléutospores du <i>Puc. Graminis</i> : section transversale d'un sore (grossissement 450). Réd. 1/3.	103
FIG. 21. — Téléutospores isolées du <i>Puc. Graminis</i> (grossissement 1200).	104
FIG. 22. — Téléutospore du <i>Puc. coronata</i> (grossissement 1200).	104
FIG. 23. — <i>Puc. Rubigo-vera</i> : a, suçoir ; e, f, g, h, i, j, spermatices en voie de germination (grossissement 850) ; c, b. filaments germinatifs de deux écidiospores (grossissement 450).	105
FIG. 24. — <i>Puc. Porri</i> : mésospores (grossissement 510).	108
FIG. 25. — Mycelium et suçoirs du <i>Puc. Violæ</i> (grossissement 700).	109
FIG. 26. — <i>Puc. Liliacearum</i> : division directe du noyau (grossissement 700).	111
FIG. 27. — Spermogonie et sore à téléutospores du <i>Puc. Liliacearum</i> (grossissement 450). Réd. 1/3.	112
FIG. 28. — <i>Puc. Fusca</i> : A, spermogonie ; B, écidiospore ; C, téléutospore ; A, spermatic (grossissement 850).	113
FIG. 29. — <i>Puc. Polygoni</i> : E, I, germination de deux uredospores ; II, sores à téléutospores (grossissement 510).	116
FIG. 30. — <i>Puc. Malvacearum</i> (grossissement 510).	118
FIG. 31. — Rameau de <i>Juniperus communis</i> attaqué par le gymnosporangium clavariæforme (grandeur naturelle).	122
FIG. 32. — <i>Gymnosporangium Sabinæ</i> : portion de sore (grossissement 510).	123
FIG. 33. — <i>Gymnosporangium Sabinæ</i> . A, téléutospore fécondée (grossissement 1200) ; B, C, D, E, F, I, J, K, germinations (grossissement 510).	125
FIG. 34. — <i>Restœlia cancellata</i> : o, feuille de Poirier contaminée ; p, écide isolée (grossissement 80) ; m, écidiospore ; q, cellules du pseudo-peridium (grossissement 850) ; n, suçoirs ; l, filament sporifère isolé (grossissement 450).	128
FIG. 35. — Filaments à paroi épaissie du <i>Gymnosporangium clavariæforme</i> (grossissement 850).	130
FIG. 36. — Téléutospore du <i>Gymnosporangium clavariæforme</i> (grossissement 900).	131
FIG. 37. — <i>Gymnosporangium clavariæforme</i> : germinations (grossissement 900).	132
FIG. 38. — <i>Restœlia lacerata</i> : A, tige, feuille et fruit du <i>Crataegus oxyacantha</i> contaminés (grandeur naturelle) ; B, écide isolée (grossissement 80) ; C, filament germinatif de l'écidiospore (grossissement 450).	135

FIG. 39. — <i>Restoella cornuta</i> : F, feuille de <i>Sorbus aucuparia</i> contaminée (grandeur naturelle); P, éciide isolée (grossissement 80). Réd. 1/3. . . . .	136
FIG. 40. — <i>Triphragmium Ulmaræ</i> : téléutospores (grossissement 450). . . . .	140
FIG. 41. — A, B, C, D, divers stades de formation de la téléutospore du <i>Triphragmium Ulmaræ</i> ; E, F, fécondation (grossissement 700). . . . .	141
FIG. 42. — Divers stades de formation de la téléutospore du <i>Triphragmium Isopyri</i> (grossissement 700). . . . .	144
FIG. 43. — <i>Phragmidium Rubi</i> : portion de spermogonie (grossissement 600). . . . .	147
FIG. 44. — <i>Phragmidium Rubi</i> : portion d'éciide (grossissement 600). . . . .	148
FIG. 45. — Sore mixte du <i>Phragmidium Rubi</i> (grossissement 80). . . . .	149
FIG. 46. — <i>Phragmidium Rubi</i> : portion de sore contenant des urédospores (grossissement 850). . . . .	150
FIG. 47. — <i>Phragmidium Rubi</i> : germination de l'urédospore (grossissement 510). . . . .	151
FIG. 48. — <i>Phragmidium Rubi</i> : portion de sore contenant des téléutospores à tous les stades de développement (grossissement 600). . . . .	153
FIG. 49. — Téléutospore du <i>Phragmidium Rubi</i> : fécondation (grossissement 1550). . . . .	155
FIG. 50. — Téléutospore du <i>Phragmidium Rubi</i> : germination (grossissement 700). . . . .	156
FIG. 51. — <i>Phragmidium subcorticium</i> : portion de sore contenant des téléutospores à tous les stades de développement (grossissement 600). . . . .	157
FIG. 52. — Téléutospore du <i>Phragmidium subcorticium</i> : fécondation (grossissement 1550). . . . .	158
FIG. 53. — <i>Melampsora Helioscopiæ</i> : urédospores (grossissement 450). Réd. 1/4. . . . .	161
FIG. 54. — <i>Melampsora Helioscopiæ</i> : téléutospores (grossissement 510). . . . .	162
FIG. 55. — <i>Melampsora Tremulæ</i> : germination de la téléutospore (grossissement 510). . . . .	165
FIG. 56. — <i>Melampsora betulina</i> : urédospores (grossissement 510). Réd. 1/3. . . . .	166
FIG. 57. — Téléutospores de <i>Melampsora betulina</i> : germinations (grossissement 600). . . . .	168
FIG. 58. — Téléutospores de <i>Thecopsora areolata</i> à l'intérieur d'une cellule épidermique (vue de face) (grossissement 510). . . . .	174
FIG. 59. — Téléutospores de <i>Thecopsora areolata</i> : germinations (grossissement 510). . . . .	175

FIG. 60. — <i>Cronartium flaccidum</i> ; urédospores et téléutospores : germinations (grossissement 150). Réd. 1/3. . . . .	179
FIG. 61. — <i>Endophyllum Euphorbiæ silvaticæ</i> : germination des écidiospores (grossissement 850). Réd. 1/3. . . . .	186
FIG. 62. — <i>Coleosporium Senecionis</i> : urédospores (grossoisse- ment 450). Réd. 1/3. . . . .	189
FIG. 63. — Aiguille de <i>Pinus silvestris</i> attaquée par le <i>Perider- mium Pini</i> (grandeur naturelle). . . . .	190
FIG. 64. — Spermogonie du <i>Peridermium Pini</i> (grossissement 510). Réd. 1/3. . . . .	192
FIG. 65. — Portion d'écide du <i>Peridermium Pini</i> (grossoisse- ment 510). . . . .	193
FIG. 66. — Jeune écidiospore montrant à sa surface des épais- sissements polygonaux (grossissement 1550). . . . .	194
FIG. 67. — <i>Peridermium Pini</i> : germination de l'écidiospore (grossissement 450). . . . .	195
FIG. 68. — <i>Coleosporium Sunchi</i> (grossissement 600). Réd. 1/3. . . . .	196
FIG. 69. — Développement, fécondation et germination de la té- leutospore du <i>Coleosporium Sunchi</i> (grossissement envi- ron 1500). . . . .	198
Figure schématique indiquant la marche du noyau dans le cycle complet du développement de l'Urédinée. . . . .	211

## SECOND MÉMOIRE

SUR LA

# REPRODUCTION SEXUELLE DES ASCOMYCÈTES

Par P.-A. DANGEARD

---

Il existe un certain nombre d'animaux et de plantes autour desquels s'agitent les plus hautes questions de physiologie, d'anatomie, de développement, de descendance ; tour à tour interrogés par les adversaires ou les partisans d'une idée, ils s'obstinent souvent longtemps à ne fournir que des réponses indécises, utilisées avec une égale confiance par les uns et les autres au profit de leurs théories personnelles ; un moment arrive, cependant, où il faut s'incliner devant la réalité qui s'impose à la suite d'observations plus complètes, mieux dirigées ou simplement plus heureuses.

Le *Sphærotheca Castagnei* est, sans contredit, parmi les plantes, un de ces êtres privilégiés ; son mode de reproduction est connu de tous, plus encore peut-être à cause des opinions contradictoires professées à son sujet, que par son intérêt propre, cependant considérable.

Dès 1863 (1), A. de Bary attribuait une reproduction

(1) A. de Bary : *Ueber die Fruchtentwicklung der ascomyceten*, Leipzig, 1863.



sexuelle à cette espèce désignée alors sous le nom d'*Erysiphe Cichoracearum*, et il la décrit ainsi dans son *Traité des champignons* (1).

Le mycélium de l'*Erysiphe Cichoracearum* consiste, comme celui des autres espèces du genre, en filaments ramifiés qui se croisent et s'entre-croisent à la surface de la plante hospitalière ; au point de contact de deux fila-

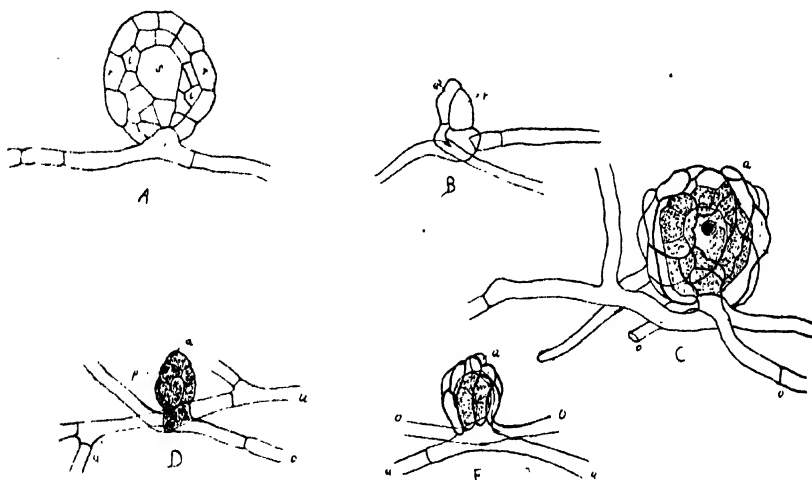


FIG. 1. — D'après de Bary.

ments se produit le début d'un périthèce, les deux filaments se renflent quelque peu et chacun émet un rameau perpendiculaire à lui-même ; le rameau du filament inférieur prend une forme ovale et un diamètre double de celui du mycélium dont il se sépare à la base par une cloison : c'est la cellule-œuf *p* (fig. 1) ; l'autre, qui s'applique intimement sur le premier, arrête sa croissance au sommet de la cellule-œuf et se sépare également du filament qui lui a donné naissance ; puis, une seconde cloison, voi-

(1) A. de Bary : *Morphologie und physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten*, 1866, p. 462.

sine du sommet, détermine la formation d'une petite cellule terminale qui est l'anthéridie *a* (fig. 1). Après la formation de l'anthéridie, des changements se produisent autour de la cellule-œuf et dans cette cellule elle-même ; de nouveaux rameaux, au nombre de huit à neuf se forment sur les filaments à la base de la cellule-œuf ; ils l'entourent étroitement jusqu'à son sommet où ils se rejoignent ; chacun de ces filaments recouvrants se divise par des cloisons en deux ou trois cellules et la paroi du périthèce se trouve ainsi constituée avec une assise unique. La cellule-œuf se divise alors en deux parties, dont une cellule centrale plus grosse qui deviendra l'asque et une cellule basilaire qui reste petite et stérile ; elles sont entourées directement par une assise le plus souvent unique de cellules formant la paroi interne du périthèce et provenant de la première. Les changements qui se produisent par la suite consistent en une augmentation de volume du périthèce tout entier, dû à l'accroissement en diamètre des cellules qui le constituent ; des poils se montrent sur la paroi externe qui prend une couleur brune : finalement des spores se produisent à l'intérieur de l'asque. L'anthéridie reste longtemps reconnaissable, sans éprouver de modification appréciable ; elle devient indistincte, lorsque la paroi externe du périthèce se colore en brun.

A. de Bary admettait à ce moment que la fécondation pouvait s'opérer par le *simple contact* de deux éléments de sexe différent : ces éléments étaient ici la cellule-œuf ou oogone et l'anthéridie, ainsi appelés par analogie avec les organes sexuels bien caractérisés découverts par Pringsheim chez les Algues et chez les Saprolegniées.

Pringsheim avait en effet, dès l'année 1855, émis, dans un premier mémoire sur la fécondation des Algues, l'hypothèse que les spores immobiles des *Saprolegnia* pouvaient être des œufs fécondés, et il considérait les ramifi-

cations qui entourent l'oogone comme des anthéridies (1) ; dans un second mémoire très important (2), ce savant apporte des faits nombreux, probants, à l'appui de ses idées sur la reproduction sexuelle des *Saprolegnia* : il signale également, chez le *Pythium monospermum*, l'existence d'anthéridies venant s'appliquer sur l'oogone et y déversant leur contenu par un petit appendice.

A. de Bary ne tardait pas à attribuer le même rôle sexuel aux organes analogues qui avaient été découverts par Tulasne chez les *Peronospora* (3), et que celui-ci avait désigné du nom de fruits endothèques ; il donne d'excellentes figures de l'anthéridie et de l'oogone non seulement dans les *Peronospora*, mais aussi dans les *Cystopus* ; aussi est-on quelque peu surpris de la conclusion à laquelle il arrive : « Il est remarquable que, chez ces champignons, le tube poussé par l'anthéridie opère la fécondation par le seul contact. Jamais son extrémité ne s'ouvre, jamais on n'y trouve des anthérozoïdes ; tout au contraire, l'anthéridie conserve, jusqu'à la maturation de l'oospore, l'aspect qu'elle présentait au moment de la fécondation (4). »

Pringsheim croyait, à tort du reste, que le contenu de l'anthéridie passait dans l'oogone sous forme d'anthérozoïdes ; A. de Bary, qui n'avait point réussi à voir de corpuscules mobiles dans l'anthéridie, en était arrivé à admettre la fécondation par simple contact : ses idées à

(1) N. Pringsheim : *Monatsberichte der K. Academie d. Wissench. zu Berlin*, mars 1855.

(2) N. Pringsheim : *Beitr. zur Morphologie und Systematik der Algen*. (Jahrb. f. wiss. Botanik, I, 1858, et Ann. sc. natur., Bot., 4<sup>e</sup> série, t. XI, 1859.)

(3) Tulasne : *Note sur les champignons entophytes*, tels que celui de la pomme de terre. (Comptes rendus de l'Acad. d. sc, t. XXXVIII, juin 1854.)

(4) A. de Bary : *Recherches sur le développement de quelques champignons parasites*. (Ann. sc. nat., Bot., 4<sup>e</sup> série, t. XX, 1863, p. 17.)

ce sujet allaient se modifier peu à peu, jusqu'à la publication de la dernière édition de son *Traité des champignons* (1).

Ce savant avait fait, dans l'intervalle, de nombreuses recherches dans le but d'établir l'existence générale d'une reproduction sexuelle chez les Ascomycètes ; après ses investigations sur le développement du sporocarpe dans les *Erysiphe*, *Eurotium*, *Pyronema*, etc. (2), il considérait l'archicarpe et les branches anthéridiennes comme organes sexuels ; s'appuyant sur la grande ressemblance des sporocarpes entre eux, il émettait l'hypothèse que tous les Ascomycètes possédaient des organes sexuels homologues et analogues pour produire leur appareil sporifère ; beaucoup l'avaient suivi dans cette voie ; il fallut bien cependant reconnaître finalement que la grande majorité des espèces ne possédait aucune trace de ces organes ; dans les espèces qui en présentaient, ces formations se montraient sous des aspects si différents, se comportaient de façon si variable qu'il devenait presque impossible de leur assigner un rôle défini.

On peut dire que l'exemple du *Sphærotheca Castagnei* gardait à peu près seul le bénéfice de la vraisemblance ; il était difficile de contester les analogies étroites qu'il présente avec le cas des Péronosporées ; or, dans ce groupe, Max. Cornu avait décrit et figuré le passage du protoplasme de l'anthéridie dans l'oogone chez le *Pythium gracile* (3) ; A. de Bary lui-même avait constaté qu'il en

(1) A. de Bary : *Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze*, Leipzig, 1884.

(2) A. de Bary : *Beitr. zur Morphologie und Physiol. der Pilze*, III. Reihe, 1870.

(3) Max. Cornu : *Monographie des Saprothégnées* (Ann. sciences nat., 5<sup>e</sup> série, XV, 1872, et figures dans *Traité de Botanique* de J. Sachs, traduction Van Tieghem, Paris, 1874, p. 328).

est de même dans le *Peronospora* et dans les *Phytophthora* (1); il y avait donc un intérêt majeur à rechercher si, dans le *Sphærotheca*, une communication directe s'établit entre les deux rameaux considérés comme sexuels.

On peut croire que A. de Bary, si directement intéressé dans la question, a dû multiplier ses observations afin d'arriver à une solution favorable ; l'avenir de sa théorie de la reproduction sexuelle des Ascomycètes y était liée en quelque sorte ; le *Sphærotheca Castagnei* avait servi de base à ses premières généralisations ; cependant, il constate que l'anthéridie reste toujours séparée de l'archicarpe par une membrane qui, autant qu'on peut le voir, n'est pas perforée ; mais elle se trouve intimement au contact et il est possible que des particules dissoutes ou finement pulvérisées puissent passer au travers de cette membrane (2).

Dans ces conditions, il ne fallait plus songer à identifier les phénomènes sexuels des Péronosporées et ceux du *Sphærotheca Castagnei* ; la fécondation par simple contact étant devenue d'existence au moins douteuse, il ne pouvait plus guère être question que d'organes devenus sans fonction, que de branches anthéridiennes dépourvues de sexualité comme celle des Saprolégniées.

Ces constatations n'avaient guère servi à fortifier la théorie d'une sexualité chez les Ascomycètes, déjà fortement ébranlée par les objections d'adversaires tels que Van Tieghem et Brefeld ; cette théorie était menacée d'une éclipse totale ; sans doute, on était peu disposé à suivre le premier de ces savants dans les explications qu'il tentait de fournir au sujet des archicarpes, branches anthéridiennes et trichogyne ; on préférait une négation pure et simple à une négation raisonnée.

(1) A. de Bary : *Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze*, IV. Reihe, 4881.

(2) A. de Bary : *Vergleichende Morphologie*, p. 254.

Au fond, si l'on en excepte deux ou trois espèces de position systématique douteuse, telles que l'*Eremascus albus* et le *Dipodascus albidus*, l'accord pouvait se faire sur cette formule : *Il ne se produit pas de fécondation chez les Ascomycètes*. Les partisans de la théorie de A. de Bary s'empressaient d'ajouter, il est vrai, que les organes sexuels se rencontrent encore quelquefois dans ce groupe, tout en étant généralement inutiles ; les adversaires répondaient, avec non moins de vivacité, que ces organes n'ont aucune signification sexuelle.

Une seconde période commence en mai 1894 ; nous annonçons (1) la découverte d'une fécondation chez les Ascomycètes et en juillet de la même année paraît notre premier mémoire sur cette question (2).

La reproduction sexuelle, dont nous essayons de prouver l'existence, a un grand caractère de généralité ; elle existe dans toutes les espèces, puisque l'asque n'est autre chose, d'après nous, qu'un sporocarpe provenant d'une véritable fécondation. Cette fécondation répond au critérium que l'on est en droit d'exiger à la suite des recherches récentes sur la reproduction sexuelle des organismes supérieurs : il y a fusion de deux noyaux d'origine différente en un seul noyau sexuel ; c'est ce noyau qui fournit directement, comme partout ailleurs, le noyau des embryons ; l'Ascomycète, comme tout être se reproduisant sexuellement, a un noyau double à son berceau. Ce mode de reproduction, dépourvu des accessoires dont l'importance devient de plus en plus grande à mesure que l'on s'élève dans la série des êtres, n'est pas toutefois un mode isolé ; il fait partie intégrante d'un ensemble qui comprend Ustilaginées, Urédinées, Protobasidiomycètes et

(1) P.-A. Dangeard : *La reproduction sexuelle chez les Ascomycètes* (Comptes rendus, Acad. des sc., n° 19, 7 mai 1894).

(2) P.-A. Dangeard : *La reproduction sexuelle chez les Ascomycètes* (*Le Botaniste*, 4<sup>e</sup> série, juillet 1894).

Basidiomycètes (1) ; il bénéficie par suite de toutes les preuves qui viennent en démontrer la réalité dans ces familles voisines.

Allons plus loin : cette fécondation laisse même toute liberté d'interprétation au sujet des archicarpes et des branches anthéridiennes ; elle exige simplement que ces organes soient devenus inutiles ; s'ils remplissent encore leur fonction, s'il y a fertilisation, l'asque doit en provenir directement ; et c'est bien le cas, ainsi qu'en témoignent les *Eremascus Eidam* et les *Dipodascus*.

Que peut-on souhaiter de plus ? N'y a-t-il pas lieu d'espérer que l'existence de ce mode de reproduction sexuelle va être admise par tous avec empressement ?

Ce serait mal connaître l'histoire du développement de la science ; ce développement se compose d'une série de marches en avant et de reculs ; les retours en arrière sont souvent de courte durée, heureusement ; mais ils ont chance de rallier le plus d'adhérents ; on ne peut compter au début que sur les courageux et les téméraires, sur les forts et les indisciplinés ; la masse, la foule se réserve et on ne saurait l'en blâmer, le succès n'étant pas toujours avec les doctrines, les idées, les théories ou les aspirations nouvelles.

Dans le cas présent, le retour en arrière va nous reporter un instant à la théorie de A. de Bary ; le *Sphaerotheca Castagnei* (2) réapparaît avec son anthéridie et son oogone ; ce retour va se montrer accompagné de tous les progrès de la technique moderne.

Nous avons vu que de Bary, malgré ses efforts intéressés, avait conclu à l'absence de toute communication

(1) Voir à ce sujet les divers travaux qui ont été publiés dans les séries 3, 4 et 5 du *Botaniste* et, en particulier, le remarquable mémoire de M. Sappin-Trouffy sur l'*histologie des Urédinées*.

(2) G. de Lagerheim : *Dipodascus albidus eine neue geschlechtliche Hemiascée* (Jahrb. für wissensch. Botanik, Bd. XXIV, Heft 4).

entre l'anthéridie et l'oogone: or, pour observer une perforation de membrane, tout le monde conviendra qu'on était suffisamment muni de réactifs appropriés et d'instruments, au temps où il observait et écrivait.

Il y avait donc lieu de se tenir sur ses gardes, de n'avancer qu'avec une extrême circonspection; le sujet en valait la peine, car, d'une part, on apportait un appui inattendu à la théorie de de Bary, et, d'un autre côté, on affaiblissait d'autant la portée des découvertes que nous venions de faire.

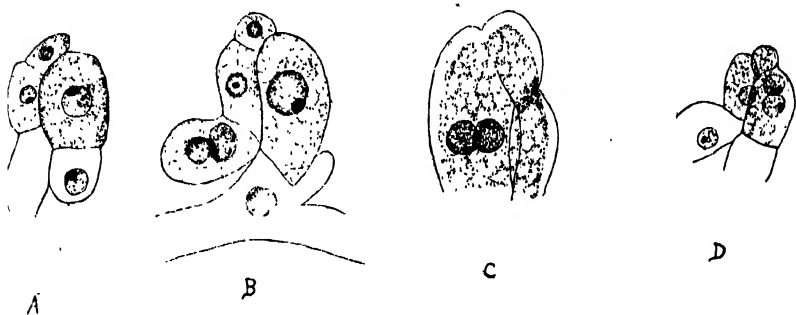


FIG. 2. — Fécondation dans le *Sphaerotheca Castagnei* d'après Harper.

C'est dans ces conditions qu'un élève de Strasburger publie de nouvelles recherches (1). Sur cette question à l'étude depuis de longues années, Harper, en dix lignes — pas davantage — signale l'existence d'une perforation entre l'anthéridie et l'oogone du *Sphaerotheca Castagnei*; le noyau de l'oogone est plus gros que les noyaux végétatifs, tandis que le noyau de l'anthéridie est plus petit (fig. 2, A, B). Le noyau anthéridien passe à travers la perforation, et il va se fusionner, au milieu de l'oogone, avec le noyau femelle (fig. 2, C); le protoplasma de l'anthéridie, après le départ de son noyau, persiste, et il se

(1) Harper: *Die Entwicklung des Peritheciiums bei Sphaerotheca Castagnei* (Berichte des deut. Bot. Gesellsch., janvier 1896).



trouve en communication directe avec celui de l'oogone (fig. 2, C) ; puis, très vite, la perforation se trouve fermée par une nouvelle membrane et, dans l'anthéridie, on ne trouve plus qu'une faible quantité de protoplasma.

Un second mémoire du même auteur n'ajoute rien à cette description par trop sommaire (1). On remarque sur les dessins mêmes fournis par l'auteur les points faibles de son observation : les deux noyaux destinés à se fusionner sont de taille très inégale (fig. 2, A, B) ; au moment où ils se mélangent, leur grosseur est sensiblement la même (fig. 2, C) ; des explications étaient nécessaires.

Nous nous sommes contenté dans une première note de mettre en garde contre le résultat annoncé par Harper (2) ; nous attendions pour la publication de ce mémoire d'avoir des preuves sans réplique ; on eût bien fait d'attendre également avant de proclamer que la théorie de de Bary venait de recevoir sa consécration définitive (3).

Il eût été relativement facile de montrer l'existence d'une perforation entre l'anthéridie et l'oogone si elle avait existé ; on aurait pu suivre, sans trop de difficultés, le passage du noyau mâle dans la cellule femelle et la fusion des deux noyaux, si la chose s'était produite.

Lorsque, étant familiarisé à des recherches analogues,

(1) Harper : *Ueber das Verhalten der Kerne bei der Fruchtentwicklung einiger Ascomycetum* (Jahrb. für Wiss. Botanik, Band. XXIX, Heft 4, 1896).

(2) P.-A. Dangeard : *La reproduction sexuelle du Sphærotheca Castagnei* (*Le Botaniste*, 5<sup>e</sup> série, juillet 1896).

(3) G. Karsten : *Analyse des travaux de Harper dans Bot. Zeitung*, n° 1, janvier 1897, 55<sup>e</sup> année. « Das wichtigste Ergebniss ist aber natürlich die endliche Feststellung des sexualactes im Entwicklungsgang der Ascomyceten.

Es ist ein eigenes Verhängniss, dass jetzt, nachdem in alle neueren Lehrbücher die Lehre von der lediglich ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Ascomyceten übergegangen ist, der geniale Gedanke de Bary's seine exacte Bestätigung erhalten hat.

on ne réussit, après des essais nombreux, à ne voir ni perforation, ni fusion, la conviction s'impose personnellement ; mais, pour faire partager cette conviction aux autres, les résultats d'ordre négatif ne suffisent plus ; et cependant, ils ont bien leur valeur, lorsqu'ils s'appliquent à l'examen de plusieurs milliers de jeunes périthèces ; nous avons heureusement obtenu des preuves d'ordre positif, indiscutables, que l'on trouvera exposées dans ce mémoire.

## ÉTUDE DU SPHÆROTHECA CASTAGNEI

Nous examinerons successivement les diverses parties de l'appareil végétatif et de l'appareil reproducteur.

### MYCÉLIUM

Le mycélium du *Sphærotheca Castagnei* vit à la surface des feuilles, sur les deux bords du limbe ; nous l'avons récolté sur les feuilles du Houblon deux années de suite ; c'est sur ces échantillons qu'ont porté nos observations.

Ce mycélium est constitué par des filaments de diamètre très variable qui sont ramifiés à angle droit (fig. 3, A) ; ils sont divisés par des cloisons en cellules qui ne possèdent en général qu'un seul noyau ; le protoplasma qui s'y trouve est peu dense, sauf aux extrémités en voie de croissance ; on y rencontre des granulations parfois disposées en réseau à larges mailles.

Il est intéressant de constater que, dans certains cas, les cloisons de séparation des diverses cellules présentent en leur centre une perforation très nette ; nous pensons même qu'elle doit exister un peu partout, alors même qu'il est impossible de l'apercevoir : son existence permet de comprendre la circulation, dans le thalle, du protoplasma nécessaire à la formation des conidies et

à celle des périthèces ; les cellules, cylindriques ou légèrement renflées en tonnelet, sont beaucoup plus longues que larges ; une cloison sépare d'ordinaire, près de la base, le rameau du filament qui lui a donné naissance.

Les noyaux sont gros et en général de forme sphérique ;

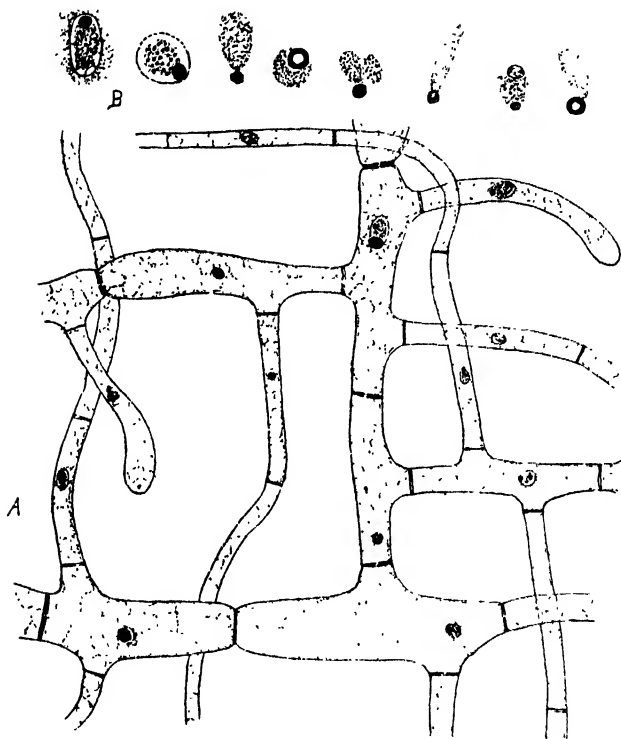


FIG. 3.

ils sont toutefois susceptibles de présenter un certain nombre de déformations surtout dans les cellules âgées (fig. 3, B) ; ils sont constitués par une masse fondamentale presque homogène, colorable aux réactifs, au milieu de laquelle on distingue fréquemment un certain nombre de granulations chromatiques se colorant plus fortement ;

la masse nucléaire se trouve au contact direct de la membrane nucléaire ; ou bien, elle en est séparée totalement ou partiellement par un espace incolore. Le nucléole, très gros, est excentrique ; il affecte par rapport à la masse nucléaire une indépendance relative qu'il est bien rare de rencontrer à ce degré chez les noyaux ; dans certains cas, le nucléole, devenu très gros, montre à son centre une large vacuole (fig. 3, B) ; dans les filaments âgés, il arrive que la masse nucléaire étant plus ou moins réduite, le nucléole seul reste visible.

Le mycélium se nourrit au moyen de suçoirs qui pénètrent à l'intérieur des cellules de la plante hôte ; ces suçoirs qui, d'après Harper, possèdent un noyau, ont une forme ovale ; ils sont reliés au filament par un pédicule étroit.

La reproduction est de deux sortes : l'une se fait au moyen de conidiophores donnant des conidies ; l'autre, au moyen de périthèces qui ne produisent dans cette espèce qu'un seul asque.

### 1° *Reproduction asexuelle.*

La reproduction asexuelle donne lieu à une abondante formation de conidies ; les conidiophores sont des rameaux qui se dressent perpendiculairement au thalle et découpent une chaîne de spores (fig. 4, A) ; le jeune rameau se sépare du thalle par une cloison basilaire ; cette cloison délimite une cellule allongée, riche en protoplasma et ne possédant d'abord qu'un seul noyau (fig. 5, A).

Ce noyau se divise par karyokinèse ainsi que la cellule : le conidiophore possède, à ce moment, deux cellules, une cellule inférieure qui reste stérile et une cellule supérieure ou cellule-mère (fig. 4, B).

La cellule inférieure ne présente par la suite aucun changement notable ; elle peut toutefois acquérir de deux

à quatre noyaux ; son protoplasma est susceptible également de se raréfier beaucoup.

La cellule-mère se divise en deux nouvelles cellules : la cellule supérieure prend les caractères d'une conidie, la cellule inférieure reste cellule-mère et elle continue à

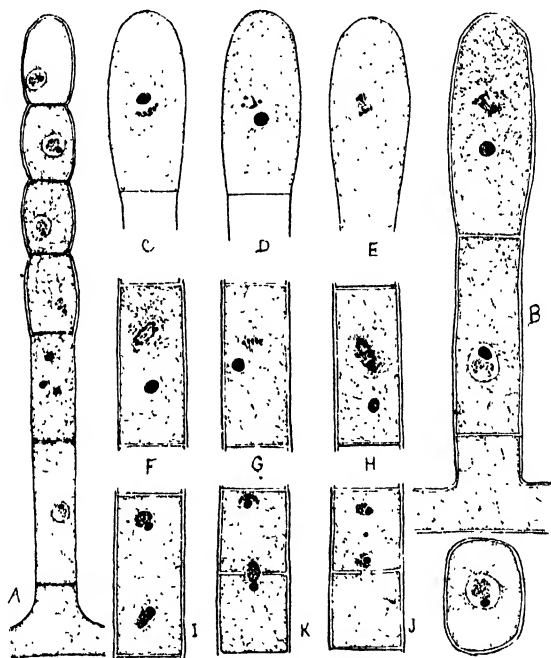


FIG. 4.

se diviser de la même façon, fournissant ainsi chaque fois une nouvelle conidie qui repousse les autres ; tel est le mode très simple de la formation de ces conidies disposées en longue chaîne.

Les divisions du noyau dans la cellule-mère se font suivant le mode indirect ; mais il est extrêmement difficile d'en suivre les diverses phases à cause de l'opacité du protoplasma que renferme cette cellule.

Le noyau se prépare à la division en devenant vacuolaire ; la substance nucléaire homogène ne se distingue plus ; les granulations chromatiques se fondent en quelques chromosomes si petits qu'il semble impossible d'en fixer exactement le nombre ; le nucléole seul conserve encore sa taille primitive et peut-être même l'exagère-t-il ; dans plusieurs cas, il m'a paru qu'il devenait tout à fait indépendant du fuseau nucléaire ; d'autres fois, cette indépendance pouvait donner lieu à quelque doute ; toujours est-il qu'il disparaît peu à peu au fur et à mesure que se déroulent les derniers stades de la division, sans qu'il soit possible de rattacher cette disparition par quelque lien à la formation des nouveaux nucléoles (fig. 3, C, D, E, F, G, H).

Il serait téméraire de vouloir résoudre ici les questions encore si controversées, dans la division indirecte, du mode de formation du fuseau nucléaire, de la séparation des chromosomes, de la présence de sphères attractives, etc. ; tout ce que nous pouvons dire, c'est que nous avons représenté aussi fidèlement que possible les divers stades observés ; si nous avons réussi à voir le fuseau nucléaire et ses striations, il n'en a pas été de même en ce qui concerne les centrosomes ; nous n'avons toutefois aucune raison de mettre leur existence en doute ; Harper vient d'étudier la division indirecte, dans l'asque des *Erysiphe*, où le noyau est beaucoup plus gros et le protoplasma homogène, et il en a rencontré, même dans le noyau à l'état de repos (1). Nous avons eu quelque peine à nous faire une idée sur le nombre des chromosomes ; certains aspects portaient à fixer leur nombre à quatre, d'autres laissaient supposer un nombre plus élevé qui était de huit environ (fig. 5, A) ; c'est à cette dernière opinion que nous avons fini par nous rallier.

(1) Harper : *Kerntheilung und freie Zellbildung im Ascus* (Jahr. für wiss. Botanik, Bd. xxx, 1897).

Au moment de la métakinèse, les deux petites masses chromatiques formées par ces chromosomes sont éloignées l'une de l'autre et on n'aperçoit plus les striations du fuseau que dans leur voisinage (fig. 5, B) : nous ignorons comment se forment les nouveaux nucléoles.

Les nouveaux noyaux sont presque indistincts pendant qu'ils reviennent à l'état de repos ; puis les nucléoles se montrent et la masse nucléaire s'organise avec sa structure normale aux dépens des chromosomes.

Pendant cette division, une cloison se produit ; elle débute par un anneau qui gagne en épaisseur de la périphérie vers le centre, ainsi que l'a constaté Harper ; mais ce qu'il n'a pas vu et présente cependant un grand intérêt, c'est que les deux noyaux peuvent se trouver enfermés dans l'une des deux cellules ; la cloison de séparation n'offre plus qu'une large ponctuation (fig. 4, J). On voit alors l'un des noyaux s'engager par l'étroit passage en s'allongeant pour aller regagner son compartiment : le nucléole précède la masse nucléaire, ou bien c'est l'inverse qui se produit (fig. 3, K).

Des deux noyaux qui proviennent par division du noyau de la cellule-mère, l'un va continuer à se diviser un grand nombre de fois, l'autre va être condamné dans la conidie à un repos momentané ; sont-ils donc d'essence différente ? Dans ce cas, il n'est pas indifférent que ce soit l'un ou l'autre de ces noyaux qui regagne le compartiment resté momentanément vide ; quelle force l'appelle et le dirige ?

La première de ces questions se pose pour de nombreux cas analogues ; nous avons pu nous assurer que dans les *Penicillium*, les *Aspergillus*, beaucoup de mucédinées, il existe, à la base des chaînes de conidies, une cellule-mère dont le noyau unique se divise ; l'un des noyaux passe dans la conidie, l'autre continue à se diviser : cela semble indiquer que les deux noyaux-frères

provenant de la division indirecte ont quelque différence qu'il nous est impossible de déceler; à moins toutefois que l'on veuille admettre que les deux noyaux étant identiques, le noyau de la cellule-mère reçoit du thalle le stimulant qui lui est nécessaire pour se diviser, alors que celui de la conidie se trouve protégé par son isolement.

A la seconde question, nous ne pouvons répondre que par une comparaison qui semblera peut-être bien réaliste, mais qui nous paraît juste; le protoplasma et le noyau sont deux êtres enchaînés l'un à l'autre; c'est, si l'on veut, un aveugle et son chien; le protoplasma est l'aveugle, le noyau représente le chien; si celui-ci s'écarte ou s'attarde, vite l'aveugle le rappelle; un autre ne pourrait le remplacer; lorsque le noyau regagne son compartiment, c'est qu'il en est sollicité par le protoplasma qui s'y trouve; un autre noyau ne pourrait jouer le même rôle.

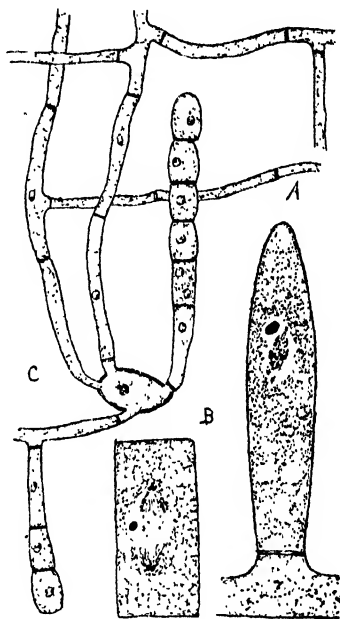


FIG. 5.

Nous nous trouvons conduit à admettre qu'au moins pour beaucoup de noyaux, le protoplasma avec lequel ils cohabitent, n'est pas quelconque; il est adapté, si l'on veut, à ce noyau et au rôle qu'il est destiné à remplir. Admettons que, dans une cour, se trouvent plusieurs aveugles, accompagnés de leurs chiens, on pourra ignorer en les examinant l'attribution spéciale à chacun d'eux; il pourrait se faire même que plusieurs aient une liberté momentanée; il ne serait même pas impossible que certains d'entre eux arrivent à s'égarer; mais, à la



sortie, la plupart des aveugles retrouveront leur guide ; c'est ainsi du moins que nous comprenons l'organisation des champignons cloisonnés ou non.

La biologie cellulaire est remplie d'obscurités, mais combien elle est intéressante et quels résultats n'est-on pas en droit d'en attendre ?

Dans le *Sphærotheca Castagnei*, la jeune conidie qui vient de se former est encore cylindrique ; son protoplasma est granuleux, disposé en mailles serrées ; plus tard, elle se renfle en tonnelet, son protoplasma devient plus homogène ; les petites vacuoles sont remplacées par de plus grandes et, en un point quelconque, se voit nettement le noyau très net, très développé et de structure normale (fig. 4, L) ; les conidiophores présentent une chaîne plus ou moins longue de ces conidies, une dizaine environ.

En étudiant le thalle, il n'est pas rare de rencontrer des conidies qui ont germé sur la feuille ; nous avons pu faire à leur sujet quelques constatations intéressantes (fig. 5, C).

1° La conidie développe plusieurs filaments germinatifs ; ils sont au nombre de quatre ou cinq ; ces filaments, dont le diamètre est variable, développent en général un nouveau thalle.

2° Cependant, quelquefois, la conidie produit, en plus de quelques filaments végétatifs, un conidiophore qui se forme directement à ses dépens ; d'autres conidiophores peuvent se rencontrer à peu de distance sur les filaments germinatifs.

3° La conidie ayant ainsi développé un thalle possède encore à son intérieur un noyau ordinaire.

Nous allons maintenant examiner les caractères de la reproduction sexuelle.

2° *Reproduction sexuelle.*

La *reproduction sexuelle* succède au bout d'un certain temps à la formation des conidies ; elle s'opère à l'intérieur d'organes spéciaux appelés périthèces ; leur mode

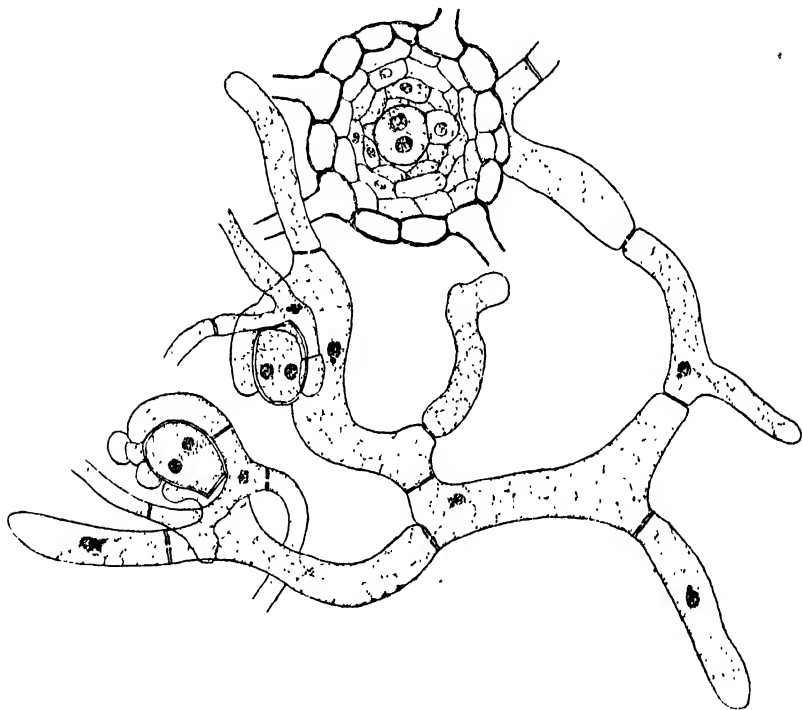


FIG. 6.

de naissance a été décrit très exactement, comme nous l'avons vu, par A. de Bary ; c'est le contact de deux filaments qui semble déterminer la production des deux rameaux considérés comme sexuels ; ces filaments sont de taille différente ; les uns, qui vont rester stériles, sont de diamètre plus faible et leur protoplasma est très raréfié ; les autres, qui produisent les périthèces, sont

plus gros. Bien qu'il soit difficile de se prononcer avec une entière certitude, on peut croire, d'après certains aspects analogues à celui de la figure 6, que ces filaments appartiennent à des thalles différents.

A. de Bary appelle branche anthéridienne le rameau stérile et ascogone ou archicarpe le rameau fertile ; nous nous servirons dans la description de ces mêmes appellations et nous en discuterons plus tard le bien fondé.

Le rameau anthéridien et l'ascogone se développent à peu près simultanément, le premier pouvant cependant présenter un léger retard sur le second ; ils se dressent perpendiculairement au thalle, et en cela ils se comportent comme les conidiophores ; nous avons rencontré une fois des conidiophores et des ascogones sur le même thalle.

L'ascogone possède un diamètre supérieur au filament qui le produit ; sa longueur est double ou triple de sa largeur ; sa forme est ovale ; comme les conidiophores, il s'isole du thalle par une cloison basilaire ; le protoplasma s'y montre disposé en un réseau à mailles plus ou moins larges, ou bien fortement condensé ; dans ce dernier cas, on peut y trouver une ou deux grandes vacuoles ; un peu plus tard, ces vacuoles disparaissent et l'ascogone est rempli d'un plasma finement granuleux, présentant une assez grande sensibilité aux réactifs colorants : la condensation du protoplasma dans l'ascogone est en rapport avec la vigueur de la végétation, et elle n'est pas nécessairement arrivée au même degré pour le même stade ; en un point de l'ascogone, le plus souvent au centre, se voit un noyau déjà beaucoup plus gros que les noyaux végétatifs ordinaires ; il possède un nucléole excentrique (fig. 7).

La branche anthéridienne se développe comme l'ascogone ; mais son diamètre est beaucoup plus faible et sa forme reste cylindrique ; elle s'applique étroitement sur l'ascogone, à la surface duquel elle semble ramper (fig. 7) ;

son protoplasma est moins dense et son noyau, nucléolé, plus petit ; elle est séparée du filament par une cloison ; ce filament en général repose sur celui qui produit les ascogones ; cette branche s'allonge et elle arrive à recouvrir plus ou moins complètement le sommet de l'ascogone ; son noyau se divise à ce moment ; l'une des moitiés

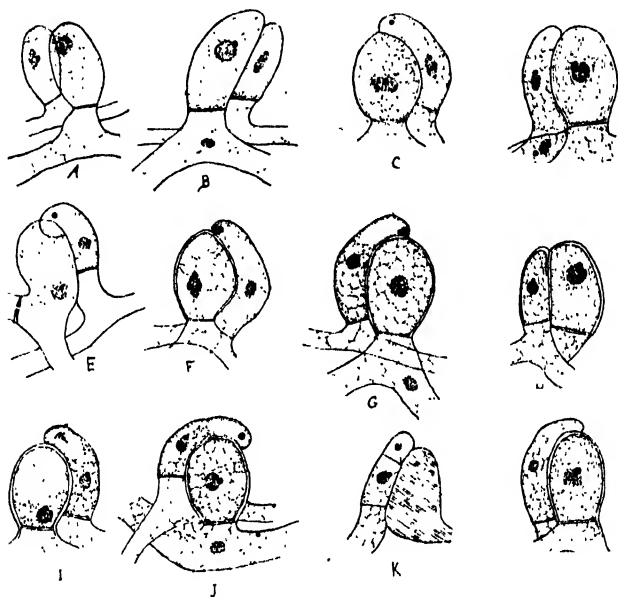


FIG. 7. Gros. 800.

se porte dans la partie supérieure qui s'isole sous forme d'une petite cellule désignée sous le nom d'*anthéridie* ; la branche anthéridienne est donc finalement composée de deux cellules : l'une, inférieure, conserve la plus grande partie du protoplasma et son noyau continu, malgré ses dimensions réduites, à offrir la structure normale ; l'autre cellule, beaucoup plus petite, ne renferme, en général, même au début, qu'un protoplasma raréfié et un noyau très petit, quelquefois à peine reconnaissable ; il contraste

par sa petitesse avec le gros noyau de l'ascogone (fig. 8 et 9).

Nous nous trouvons ici à nouveau en présence du problème soulevé par A. de Bary, il y a une trentaine d'années ; le contenu de l'anthéridie passe-t-il dans l'ascogone ?

Nous avons vu que ce savant était resté dans une sage réserve : l'anthéridie, dit-il, reste toujours séparée de l'ascogone par une membrane, laquelle, autant qu'on peut le voir, n'est pas perforée.

Harper aurait dû se montrer aussi prudent ; il devait s'entourer de garanties sérieuses avant de nous dire qu'une communication s'établit entre les deux organes et que le noyau de l'anthéridie va se fusionner avec le noyau de l'ascogone ; nous ne pouvons nous empêcher de nous élever contre l'assurance de son affirmation.

L'étude des champignons nous est assez familière ; et, cependant, il nous a fallu des observations multipliées avant d'en arriver aux conclusions qui vont suivre : de temps en temps, le doute nous reprenait au moment de publier ce travail et nous recommencions une nouvelle série de préparations ; différer davantage serait maintenant une négligence coupable.

Sur plusieurs milliers de tout jeunes périthèces, nous n'avons jamais rien aperçu qui puisse justifier l'exactitude du fait avancé par Harper : toutes nos observations concordent pour établir que l'anthéridie, de même que la cellule qui la supporte, subissent une véritable dégénérescence, s'étendant à la fois au protoplasma et au noyau : il ne saurait donc être question pour ceux-ci de remplir le rôle qui leur est si complaisamment attribué.

Nous allons d'ailleurs en donner les preuves les plus convaincantes : nous avons laissé notre description au moment où l'anthéridie avec un noyau très petit se trouve en présence de l'ascogone possédant un noyau très gros.

Il est utile de remarquer que, lors de la division du noyau de la branche anthéridienne, le noyau supérieur qui sera celui de l'anthéridie montre fréquemment, dès ce stade, des aspects de dégénérescence manifeste ; alors que le noyau inférieur est de structure ordinaire, le noyau anthéridien n'atteste son existence que par des granulations dispersées, ou par une tache chromatique indistincte ; le protoplasma qui l'entoure, est lui-même vacuo-

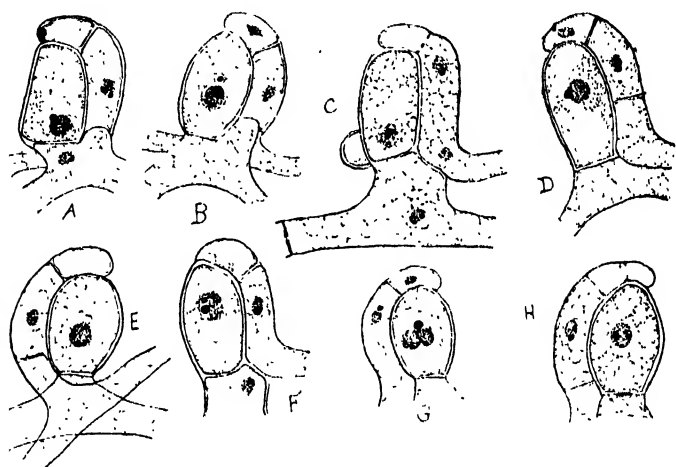


FIG. 8. Gros. 900.

laire (fig. 7), ce qui nous conduit à faire cette première constatation.

*La branche anthéridienne peut montrer, même avant la délimitation de l'anthéridie, des phénomènes certains de dégénérescence.*

Ceci nous explique pourquoi à côté d'anthéridies ayant du protoplasma et un petit noyau nucléolé, il en existe d'autres dans lesquels le noyau est indistinct, désagrégé ou absent, alors que le protoplasma lui-même est dépourvu de granules protéiques (fig. 8).

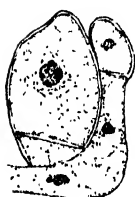
Pour plus de clarté dans l'exposition, nous examinerons :

**A.** Le périthèce avant la formation des filaments recouvrants : il n'y a en présence que l'ascogone et la branche anthéridienne ;

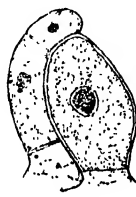
**B.** Le périthèce au début de la formation des filaments recouvrants.

## A

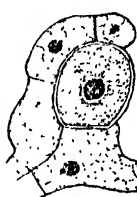
C'est pendant cette période que devraient se produire :



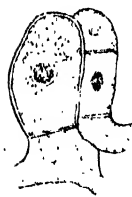
A



B



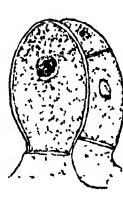
C



D



E



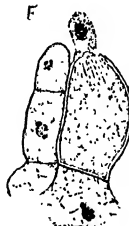
F



G



H



I

la communication entre l'antheridie et l'ascogone, la pénétration du noyau mâle dans la cellule femelle et sa fusion avec le noyau de celle-ci ; on peut hardiment déclarer que ces divers stades exigeraient un certain temps ; sur un nombre assez élevé d'individus observés, on rencontrerait forcément l'un ou l'autre de ces états.

Nous reproduisons ici (fig. 9) un certain nombre de périthèces à cet âge :

FIG. 9. Gros. 1000.

nous en avons rencontré une très grande quantité d'entièrement semblables comme structure. Dans tous, l'ascogone est rempli d'un protoplasma dense, finement granuleux, sensible aux réactifs colorants ; il peut montrer une ou deux grandes vacuoles ; mais il en est généralement dépourvu ;

au milieu de la cellule, ou vers son tiers supérieur, se voit avec beaucoup de netteté un gros noyau unique, de forme globuleuse : sa masse nucléaire est très grenue, très condensée ; le nucléole, qui se colore avec une grande intensité, est situé sur un des côtés et sa grosseur le rend très apparent ; l'ensemble du noyau a un contour bien défini.

Dans les mêmes périthèces, la branche anthéridienne donne lieu à des remarques d'une nature opposée ; la cellule inférieure est pauvre en protoplasma ; son noyau, bien qu'ayant la structure normale, est plus petit que les noyaux végétatifs ; la différence est encore plus accentuée en ce qui concerne l'anthéridie : quelques granulations représentent tout le protoplasma ; quelquefois le noyau garde encore son contour défini ; mais le plus souvent, il n'est représenté que par une granulation que sa sensibilité aux réactifs indique comme étant le nucléole ; autour, quelques traces péniblement discernables de la masse nucléaire (fig. 9).

La dégénérescence et même la disparition complète du noyau anthéridien se produit souvent à cette période ; cependant, il peut persister dans les stades suivants, ce qui nous a procuré la bonne fortune inattendue de pouvoir arriver à une certitude absolue sur ce point controversé.

Il faut convenir que les faits qui précèdent suffiraient déjà à entraîner une conviction ordinaire ; il s'agit, en l'espèce, de savoir ce que deviennent deux noyaux, l'un très gros, l'autre très petit ; nous assignons à chacun leur place et leurs caractères ; s'il leur avait pris fantaisie de se rapprocher et de se fusionner, nous serions arrivé à le constater tout aussi facilement.

## B

Lors de la formation des rameaux recouvrants, on peut se trouver en face de deux aspects de l'ascogone.

*a. Le noyau est encore unique.* C'est ce qui arrive le



plus souvent. Les rameaux recouvrants peuvent, ainsi que l'a établi A. de Bary, partir de la base au nombre de huit à neuf ; ils se dressent perpendiculairement, entourent étroitement l'ascogone et prennent contact intime avec la branche anthéridienne ; plus souvent, dans nos récoltes, le nombre des filaments était moindre et, de l'un d'eux, partaient des branches horizontales qui enserraient l'as-

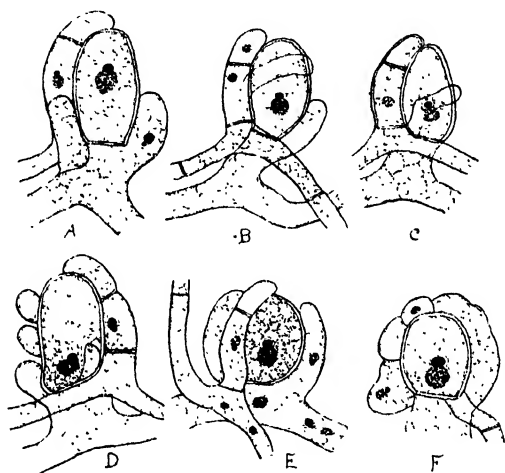


FIG. 10. Grop. 1000.

cogone (fig. 10-11) ; la chose importe peu. Finalement, l'ascogone se trouve entouré d'abord d'une assise, puis d'une seconde ; il n'est pas rare de rencontrer des périthèces à cet état dans lesquels le noyau de l'ascogone est encore indivis ; son volume a simplement subi un accroissement en rapport avec celui de la cellule qui le contient.

Non seulement il n'y a point eu pénétration du noyau de l'anthéridie dans l'ascogone, mais on arrive, dans quelques cas favorables, à retrouver ce noyau dans la petite cellule qui le contient, jusqu'au moment où la seconde assise de cellules recouvrantes va bientôt se former (fig. 11) ;

il ne saurait plus être question à ce moment de lui attribuer un rôle fécondateur. Lorsqu'il ne se trouve plus dans l'anthéridie, c'est qu'il a disparu par dégénérescence dans les stades précédents.

Nous devons ici mettre en garde contre des apparences qui pourraient induire en erreur ceux qui voudraient vérifier et contrôler ces résultats.

Nous ne conseillerons pas d'employer la méthode d'Harper qui consistait à faire des inclusions de feuilles attaquées par le *Sphærotheca* pour les débiter ensuite au microtome : ce procédé est excellent, mais seulement pour l'étude des périthèces plus âgés : pour en suivre les débuts, il faut pouvoir examiner ces périthèces

intacts sous toutes les faces ; il faut, pour se mettre à l'abri d'une erreur, pouvoir en modifier la position, l'orientation, les tourner et les retourner, s'il y a doute.

C'est ainsi qu'il nous est arrivé une fois d'avoir sous nos yeux l'aspect représenté (fig. 11, G).

On avait tout à fait l'illusion d'une communication directe entre l'anthéridie et l'ascogone, à tel point que notre conviction s'en trouvait ébranlée ; cependant, l'existence dans

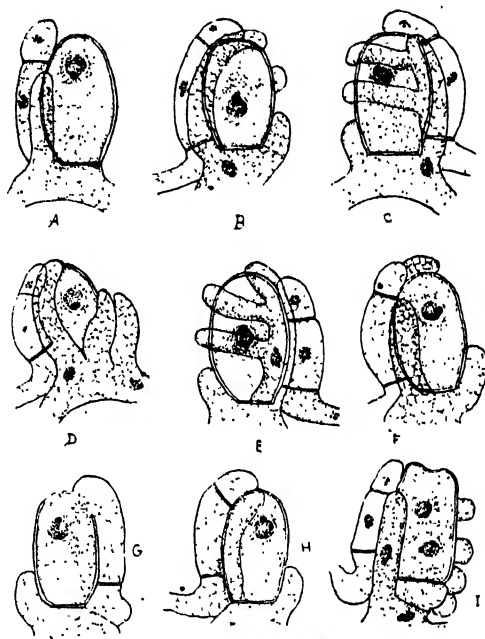


FIG. 11. Gros. 1000.

l'ascogone d'une trainée plus sombre, parallèle à la branche anthéridienne, éveilla notre défiance; on aurait pu l'interpréter comme produite par un courant venant de l'organe mâle; après nombre d'essais infructueux, je réussis à faire opérer à l'ensemble une rotation de  $180^\circ$  et j'eus l'explication qui s'offrait d'elle-même; l'apparence était due à un filament recouvrant qui se trouvait dirigé parallèlement à la branche anthéridienne (fig. 11, H).

Une autre fois, le protoplasma au sommet de l'ascogone montrait des stries qui étaient dirigées du côté de l'anthéridie; de là, à voir l'existence d'un courant s'établissant entre les deux organes, il n'y a qu'un pas; il est utile alors de se rappeler qu'une pareille striation s'observe quelquefois entre deux conidies voisines pourtant isolées; elle est due à un retrait du protoplasme pendant la fixation; elle peut être également occasionnée par une sortie accidentelle du protoplasma analogue à celle que nous représentons (fig. 9, I).

Ceci suffit amplement à montrer de quelles précautions il est nécessaire de s'entourer.

*b. L'ascogone possède deux noyaux.* Le noyau de l'ascogone se divise, soit dès le début de la formation des filaments recouvrants, soit beaucoup plus tard, alors que les périthèces ont déjà une paroi composée de deux assises de cellules.

Il est très instructif d'arrêter notre attention sur les jeunes ascogones ayant déjà deux noyaux. Supposons un instant avec Harper qu'il y ait communication directe entre l'anthéridie et l'ascogone, pénétration du noyau mâle dans la cellule femelle et fusion des deux noyaux en un noyau sexuel; cela suppose nécessairement dans le cas d'ascogones à deux noyaux une anthéridie vide et dépourvue de son noyau.

Or, à côté d'anthéridies dans lesquelles la dégénéres-

cence est complète à cestade, il en est d'autres qui montrent encore nettement leur noyau (fig. 12, D, et fig. 11, I) ; cela suffit pour démontrer l'inconséquence et l'inexactitude du rôle que l'on veut faire jouer à cette cellule terminale ; c'est une démonstration contre laquelle aucune objection n'est possible.

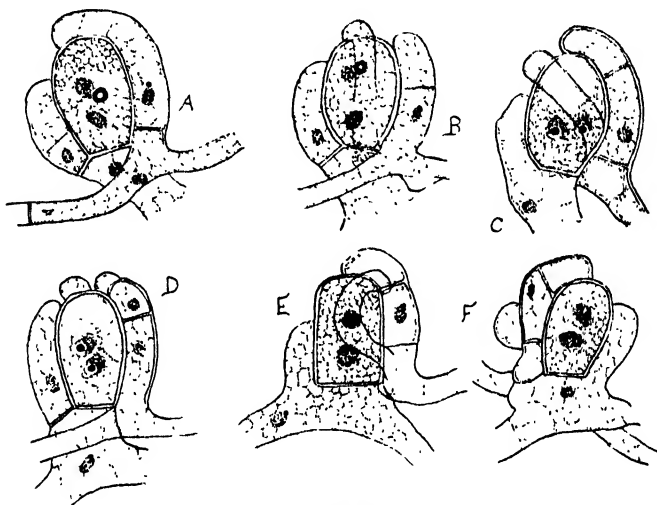


FIG. 12. Gros. 1000.

Nous ignorons si cette division du noyau de l'ascogone a lieu par division indirecte, comme dans les cellules-mères des conidiophores. Il est bon toutefois de noter que quelques aspects de nos dessins semblent plaider en faveur d'une division directe ; c'est ainsi que dans l'un, la masse nucléaire, accompagnée d'un seul nucléole, est divisée en deux moitiés symétriques (fig. 8, G) ; dans les deux autres dessins, on aperçoit ce nucléole, avec une grande vacuole au centre ; il continue à accompagner l'une des masses nucléaires ; la seconde est à quelque distance dans le protoplasma et elle est encore dépourvue du nucléole (fig. 12, A, B).

Plus tard, les deux noyaux de l'ascogone se montrent avec des caractères de grosseur et de structure absolument identiques (fig. 13) ; il faut cependant remarquer que, plusieurs fois, nous avons rencontré des ascogones âgés possédant deux noyaux, de grosseur très inégale ; le noyau supérieur était de beaucoup le plus développé ; nous supposons que ce dernier a augmenté ainsi son

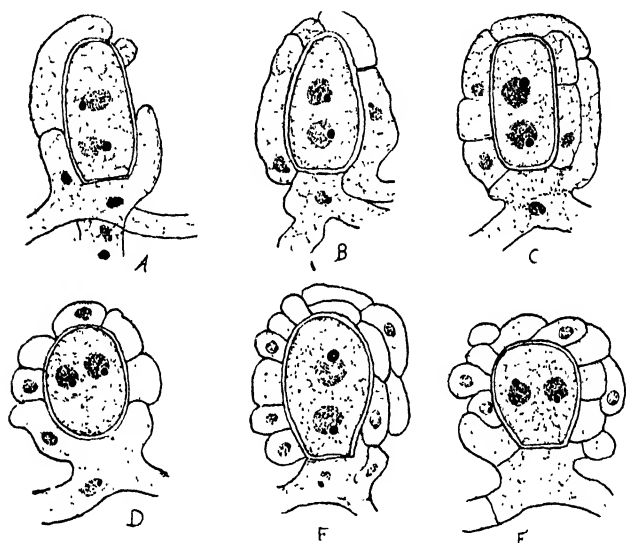


FIG. 13.

volume en vue d'une prochaine division, alors que le noyau inférieur reste indivis.

Il nous reste à examiner le développement ultérieur du périthèce ; sur plusieurs points, nos observations concordent avec celles d'Harper ; commençons par voir ce que devient l'ascogone.

Il ne se comporte pas, dans tous les cas, d'une manière identique.

En général, la cellule à deux noyaux, destinée à fournir l'asque, se produit, comme dans le filament ascifère

des Pézizes (1) ; les deux noyaux de l'ascogone se divisent encore une fois ; des quatre noyaux ainsi formés, deux restent associés dans une cellule médiane, alors que les deux autres se trouvent isolés par une cloison à chaque extrémité de l'ascogone (fig. 14) ; dans la Pézize, l'étroitesse du filament ascifère permettait d'établir l'origine différente des deux noyaux qui restent associés ; ici,

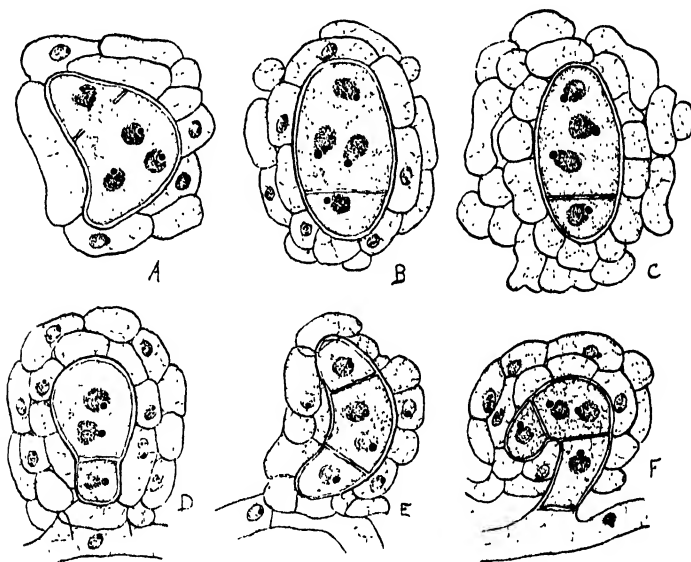


FIG 14.

on ne peut que s'appuyer sur des probabilités pour admettre cette origine différente.

Il arrive que l'ascogone ne possède que deux cellules : l'une terminale à deux noyaux, l'autre basilaire à un seul noyau (fig. 14, D) ; il est vrai que ce cas est sans doute beaucoup plus rare qu'il ne paraît, car au milieu du périthèce, une cellule terminale à un seul noyau peut se

(1) P.-A. Dangeard : *La reproduction sexuelle des Ascomycètes*, loc. cit.

trouver facilement masquée, donnant l'illusion d'un ascogone à deux cellules, alors qu'en réalité il y en a trois.

Nous avons vu quelquefois le rameau fertile se diviser de très bonne heure en deux cellules renfermant chacune un seul noyau (fig. 15, A); c'est la supérieure qui est chargée par la suite de fournir l'asque; on y trouve plus

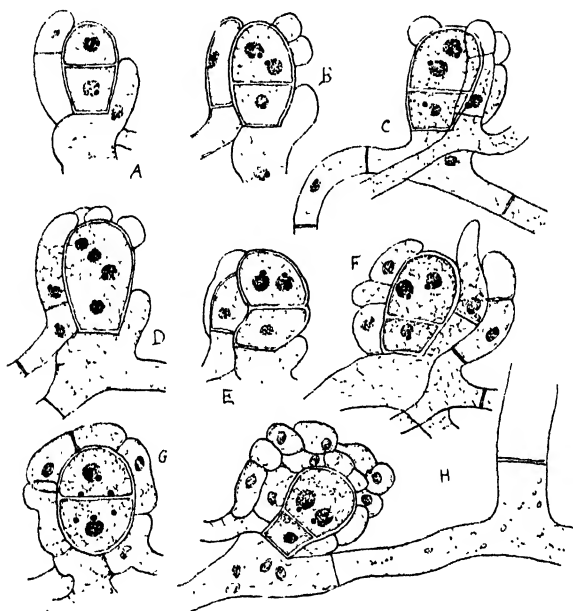


FIG. 15. Gros. 800.

tard deux noyaux et nul doute que ces noyaux ne se comportent comme ceux de l'ascogone ordinaire (fig. 15, B, C, E, F). Une seule fois, dans un ascogone composé de deux cellules à un seul noyau, nous avons constaté que ces noyaux étaient accompagnés chacun de deux corpuscules sphériques fortement colorés et qu'on aurait pu prendre pour des centrosomes (fig. 14, G); partout ailleurs, nous n'avons rien vu de semblable.

En résumé, l'ascogone est un organe destiné à fournir

une cellule à deux noyaux, lesquels, autant qu'on peut s'en assurer, sont d'origine différente; cette cellule à deux noyaux fournira l'asque.

Lorsque nous avons indiqué l'origine de l'asque dans notre premier mémoire sur la sexualité des Ascomycètes, on pouvait encore douter de l'exactitude du fait annoncé: aujourd'hui, on peut le considérer comme étant absolument général.

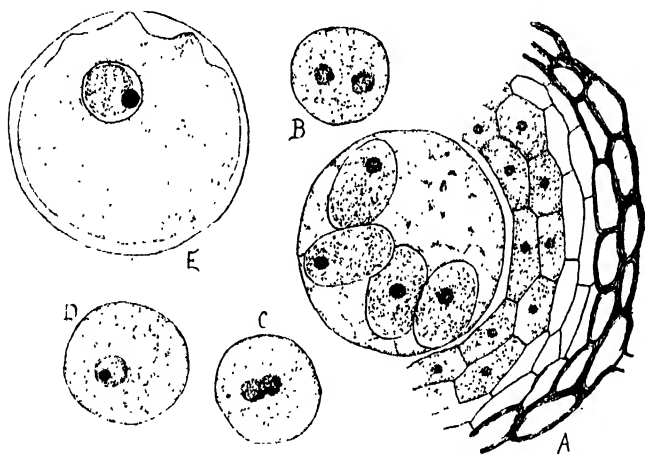


FIG. 15.

L'état de division des noyaux de l'ascogone n'a aucun rapport avec l'épaisseur de la paroi du périthèce; ainsi, on peut rencontrer, par exception, il est vrai, quatre noyaux dans l'ascogone, dès le début de la formation des filaments recouvrants (fig. 15, D); en général, cependant, ce sont des périthèces beaucoup plus avancés qui possèdent ces ascogones à quatre noyaux; quelques-uns ont une paroi à deux assises de cellules et même davantage (fig. 14, B, C).

A partir de ce moment, l'enveloppe du périthèce augmente d'épaisseur par la production de rameaux qui se développent en direction centripète; le nombre des cou-



ches qui s'ajoutent ainsi, varie dans de larges limites ; l'assise extérieure donne naissance à un certain nombre de longs poils cloisonnés, désignés sous le nom de fulcres ; cette assise, ainsi que celle qui la tapisse intérieurement, se montre plus tard dépourvue de protoplasma et de noyaux ; la membrane des cellules s'épaissit beaucoup et se colore en brun (fig. 15).

Dans les assises plus internes, lorsqu'il s'agit de périthèces bien développés, on rencontre de dehors en dedans : 1° deux assises de cellules à parois restées minces, mais vides de protoplasma ; 2° deux ou trois assises de cellules ayant conservé leur protoplasma et leur noyau ; elles entourent directement l'asque et peuvent être considérées comme cellules nourricières (fig. 15).

Il nous reste à voir ce que devient la cellule à deux noyaux de l'ascogone ; les cellules qui l'accompagnent et dont le nombre peut être supérieur à celui que nous avons indiqué, deviennent indistinctes au milieu des autres cellules du périthèce : elle seule conserve son individualité (fig. 14, B) ; ses deux noyaux se fusionnent comme dans toute fécondation et il en résulte un noyau unique qui est le noyau de l'asque (fig. 15, C, D).

Les effets de cette fécondation ne tardent pas à se manifester : le noyau sexuel devient relativement considérable ; l'asque qui le contient augmente de volume dans les mêmes proportions ; cet œuf (fig. 15, E) donne naissance à huit embryons qui sont les ascospores (fig. 15, A) (1).

Le noyau sexuel, qui a subi trois bipartitions successives, fournit ainsi un noyau à chacune des ascospores ; d'après Harper, l'asque des Erysiphées serait dépourvu d'épiplasma ; cependant, nous avons vu, dans le *Sphaerotheca Castagnei*, un réseau protoplasmique entourant les spores ; dans les mailles de ce réseau, existent de

(1) On n'en voit que quatre dans cette section obtenue au microtome.

nombreux granules qui se colorent plus fortement que le reste (fig. 15, A).

Tel est le développement de cette espèce ; il ne diffère pas, au point de vue qui nous occupe, sensiblement des autres Erysiphées ; nous pouvons donc essayer, dans la dernière partie de ce mémoire, de résumer nos impressions et nos conclusions.

## CONCLUSIONS

Zimmermann, après avoir constaté que rien n'empêche *a priori* de considérer comme un acte sexuel la fusion des noyaux que nous avons signalée dans les Ascomycètes, Basidiomycètes, Urédinées, Ustilaginées, ajoute cependant que cette interprétation est mise en échec par une observation d'Harper qui aurait trouvé chez les Ascomycètes, à une période différente du développement, une sexualité typique (1).

(1) Zimmermann : *Die morphologie und physiologie des pflanzlichen Zellkernes*, Iéna, 1896, p. 78. « Dahingegen wurde aber in den letzten Jahren namentlich von Dangeard nachgewiesen, dass bei zahlreichen Pilzen, den Ascomyceten, Basidiomyceten, Uredineen, und Ustilagineen der Bildung der Sporen eine Verschmelzung von 2 Kernen vorausgeht. Da ferner bei diesen Pilzen ein echter sexualakt bisher nicht mit voller sicherheit nachgewiesen war, so glaubte Dangeard in dieser Kernverschmelzung den wirklichen sexualakt entdeckt zu haben. A priori ist ja auch die Möglichkeit nicht in Abrede zu stellen, dass sich der ganze sexualakt auch in Inneren einer einzigen Zelle abspielen konnte. Ferner ist zu beachten, dass bei den Pflanzen mit konstant zwei oder mehrkernigen Zellen die Möglichkeit vorliegt, dass die beiden als sexual kerne gedeuteten Kerne ganz verschiedenen Entwicklungsreihen angehören, während Z. B. bei dem typischen sexualakt *Basidiobolus ranarum* kerne miteinander verschmelzen, die sicher in der zweiten generation aus dem Gleichen kerne hervorgegangen sind. Bei *Spirogyra* ist es sogar nicht ausgeschlossen, dass kerne, die unmittelbar von dem gleichen mutterkerne stammen bei der Zygosporenbildung miteinander verschmelzen. Die grosse konstanz; mit der gerade

Cette observation d'Harper n'a plus de raison d'être ; nous pouvons donc plus que jamais revendiquer la justesse des conclusions que nous avons développées dans nos mémoires précédents.

Nous sommes d'autant plus à l'aise pour discuter quelques points intéressants de la sexualité des Ascomycètes.

Remarquons d'abord que ceux qui auraient voulu, sur cette observation d'Harper, réhabiliter la théorie de de Bary auraient été fort embarrassés de généraliser leurs conclusions ; le développement du périthèce, dans la grande majorité des Ascomycètes, ne peut comporter une fusion de noyaux sexuels au début de leur formation ; on le sait fort bien, même pour les exemples qui paraissent le plus favorables à cette théorie ; dans le *Pyronema confluens*, par exemple, le trichogyne formé par l'archicarpe ne se met en communication avec l'anthéridie qu'après s'être séparé de l'archicarpe par une cloison ; nous avons personnellement fait de nombreuses recherches sur les périthèces d'*Aspergillus* et de *Penicillium* et nous les publierons probablement plus tard ; nous pouvons dire dès maintenant que la conclusion qui s'en dégage est qu'aucune fécondation n'y existe entre l'ascogone et les branches recouvrantes ; il n'y a même pas lieu de chercher une fusion de noyaux au début du périthèce dans la plupart des Ascomycètes. En admettant qu'il existe véritablement chez ces champignons des trichogynes assimi-

kerne, bei einer grossen Anzahl sehr verschiedener Pilze miteinander verschmelzen, das auf die verschmelzung folgende starke wachstum der kerne und die Zunahme an chromatischer substanz schien ferner zu Gunsten der Dangeard'schen Auffassung zusprechen. Dennoch ist dieselbe, wie inspeciellen Teile dieses Buches noch ausführlich erortert werden soll, durch die von Harper an Ascomyceten gemachten Beobachtungen, durch die an einer anderen stelle des Entwicklungsganges der genannten Pilze ein typischer sexualakt nachgewiesen wurde, sehr unwahrscheinlich geworden.

lables à ceux des Floridées, quelle conclusion en tirer? On n'a même pas réussi, chez les Floridées, où les trichogynes cependant se présentent avec des apparences d'organes sexuels, à établir leur rôle; il y a déjà même une tendance marquée à admettre que, dans certains cas tout au moins, ils ne prennent aucune part à la formation du sporocarpe (1); pourtant, chez ces algues, on ne se trouve pas encore en face de théorie permettant de négliger la présence de ces appendices.

On en serait donc réduit, chez les Ascomycètes, dans l'hypothèse la plus favorable, que les faits viennent démentir d'ailleurs, à admettre la sexualité chez un ou deux de ces champignons, alors que partout ailleurs elle a disparu; cela ne vaudrait guère la peine de triompher comme on l'a fait. Alors surtout qu'on serait amené à négliger complètement une fécondation réelle, générale, ayant des caractères de sexualité qui se retrouvent admis par tous dans des cas dûment constatés (*Basidiobolus ranarum*).

N'insistons pas davantage, puisqu'il est prouvé qu'aucune fécondation n'a lieu entre l'anthéridie et l'archégone; est-ce à dire cependant que nous soyons absolument fixés sur la valeur de ces organes?

Nullement, et notre intention n'est même pas d'aller à l'encontre des considérations savantes, formulées par A. de Bary sur les homologues des archicarpes et des anthéridies; voici pourquoi.

Dans l'*Eremascus albus* (fig. 16, A, B, C, D), deux cellules contiguës du même filament émettent chacune un rameau qui, on en conviendra, rappellent l'anthéridie et l'oogone du *Sphaerotheca*; il y a fusion du protoplasma au sommet de ces rameaux et probablement mélange des noyaux; c'est un acte sexuel admis très généralement;

(1) Bradley Moore Davis : *Developpement of the procarp and cystocarp in the genus Ptilota* (Bot. Gazette, vol. XXII, novembre 1896).

mais n'oublions pas que la cellule dans laquelle ces phénomènes ont lieu, est un *ásque* ; d'où cette première conclusion conforme à la nôtre : *L'ásque est un œuf*.

On sait, d'autre part, qu'un des deux rameaux peut manquer ; l'ásque se forme néanmoins dans les mêmes conditions et avec les mêmes caractères (fig. 16, E) ; il est naturel de supposer, puisque nous avons montré pour un

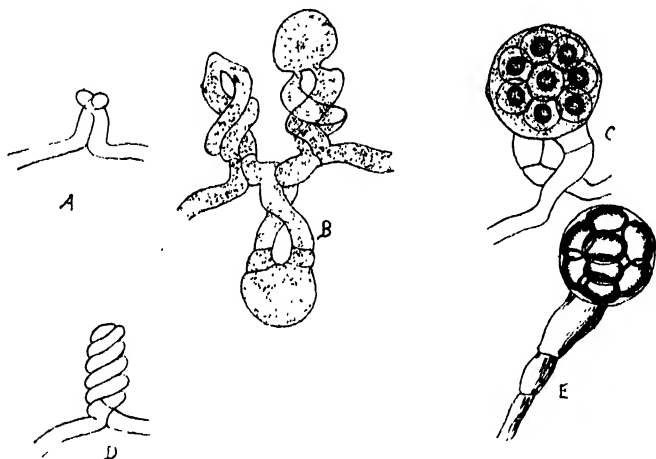


FIG. 16.

grand nombre d'espèces l'existence de deux noyaux à la base de l'ásque — qu'il en est de même ici ; c'est une généralisation non seulement permise, mais commandée ; donc, les conditions strictement nécessaires à la formation de l'œuf n'exigent pas, même pour une espèce déterminée, le concours du *second rameau sexuel*.

On voit maintenant qu'il est possible d'admettre que les branches anthéridiennes sont des organes devenus inutiles ; on s'explique qu'ils puissent même manquer ; le champignon n'en forme pas moins ses *asques*, c'est-à-dire ses *œufs* ; il réunit, d'autre manière, les conditions strictement nécessaires pour leur fécondation.

Nous le répétons encore une fois : si nous nous trompons, ce n'est pas nous qu'il faut accuser, c'est la nature qui aurait à plaisir accumulé les ressemblances et les fausses similitudes (1).

J'ajouterai qu'on peut très bien admettre que la plante ne trouvant pas, dans ce mode de reproduction sexuelle, une manière suffisante de modifier son système protoplasmique, y supplée par ces anastomoses entre filaments et thalles différents que l'on retrouve si fréquemment dans les groupes où cette reproduction existe (sporidies des Ustilaginées, filaments germinatifs des spores d'Ascomy-

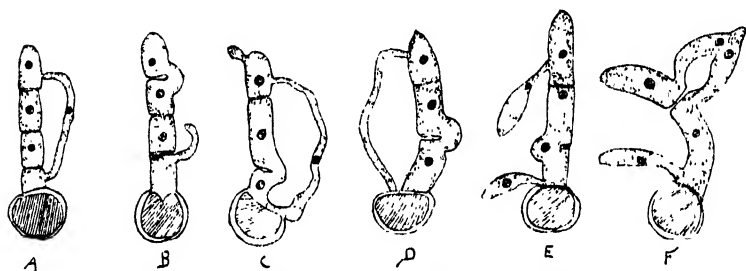


FIG. 17. — *Ustilago carbo*. Germination des oospores.

cètes, etc.); la chose est même très plausible; il y a, dans beaucoup de cas, une tendance manifeste des cellules à mélanger leur contenu; nous avons pu nous assurer avec l'aide de M. Armand, notre préparateur, que ce mélange des protoplasmas n'est pas accompagné par une fusion des noyaux; lorsque les cellules sont uniclées, comme dans le promycèle des Ustilaginées (fig. 17), les cellules après la fusion possèdent des noyaux; lorsqu'on considère les germinations des oospores d'Ustilaginées, avec leurs promycèles présentant de nombreuses anastomoses, on acquiert la conviction qu'il y a là un besoin impérieux pour la plante (fig. 17, A, B, C, D, E, F).

(1) P.-A. Dangeard: *Mémoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycètes* (Le Botaniciste, IV<sup>e</sup> et V<sup>e</sup> fascicules, 4<sup>e</sup> série, 1895).

Les idées que nous défendons — et c'est ce que nous voulions établir en terminant — n'exigent donc pas une renonciation aux idées soutenues avec tant de talent par A. de Bary sur les homologues des archicarpes et des anthéridies, et elles permettent de supposer un rôle important aux anastomoses des protoplasmes ; elles ne demandent pas davantage à ses adversaires d'abandonner leur opinion sur la nature purement végétative de ces organes et des phénomènes de fusion protoplasmique.

Aussi est-il possible de tomber d'accord sur cette constatation, la seule essentielle : dans les champignons, il existe, comme chez les autres organismes, plantes ou animaux, des embryons possédant un noyau double à leur berceau ; partout ailleurs, on dit que de tels embryons sont d'origine sexuelle ; pourquoi leur refuserait-on ce caractère chez les champignons ?

---

NOTE SUR LA PLACE  
DU  
PROTOMYCES MACROSPORUS Unger  
DANS LA CLASSIFICATION

Par SAPPIN-TROUFFY

DOCTEUR ÈS-SCIENCES

---

Aujourd'hui on sait que les *Protomyces* sont caractérisés par des formations de kystes intercalaires et par des spores qui se réunissent souvent deux à deux ; mais leur place dans la classification est restée jusqu'ici incertaine. Il suffit, pour s'en convaincre, de consulter les travaux qui ont trait à ce genre de champignons.

De Bary, qui a fait des recherches sur leur structure, les rapproche des Ustilaginées.

M. Plowright, dans son mémoire sur les Urédinées et les Ustilaginées, les range parmi les *Entyloma* (1).

M. Marshall Ward leur assigne également la même place (2).

(1) Plowright : *A Monograph of the british Uredineæ and Ustilagineæ*. London, 1889.

(2) Marshall Ward : *On the structure and life History of Entyloma Ranunculi* (Philosophical transactions, pl. 17 3, P. 10-13).



Enfin on sait que M. Van Tieghem, dans son *Traité général de Botanique*, leur attribue les caractères des Exoascées.

Toutes ces incertitudes nous ont engagé à entreprendre des recherches histologiques sur le *Protomyces macrosporus*, qui est le type du genre, afin d'amener une solution définitive.

Ce champignon vit sur les Ombellifères et produit sur les tiges et les feuilles qui le portent de petites taches blanches.

Le thalle se compose de tubes qui rampent dans les espaces intercellulaires sans pénétrer à l'intérieur des cellules. Cependant on y trouve des sortes de petits suçoirs extérieurs. On voit, çà et là, un certain nombre de rameaux qui se détachent des filaments et qui viennent s'appliquer sur les membranes cellulaires de la plante hospitalière, les dépriment ou s'étalent à leur surface (fig. 1, I).

Il diffère en cela du *Protomyces radicolus* où, d'après Zopf, on trouve, à l'intérieur des cellules malades, des suçoirs claviformes, identiques à ceux des Péronosporées et des Ustilaginées (1).

Les tubes (fig. 1, I) sont relativement larges et granuleux ; leur paroi est mince et limite un protoplasme vacuolaire dans lequel on distingue un grand nombre de noyaux. Ces corps sont réduits à l'état de taches chromatiques qui ne laissent voir aucun détail de structure.

Lors de la formation des kystes, le protoplasme se condense, çà et là, sur le trajet des filaments en masses renflées (fig. 1, A, B, H), quelquefois digitées (fig. 1, C), qui s'isolent du reste du filament par des cloisons transversales. Le jeune kyste, d'abord allongé, ne tarde pas à

(1) Zopf: *Die Pilze* (Handbuch der botanik-von Schenk, p. 280).

devenir sphérique ou elliptique ; il grossit et s'entoure à la périphérie d'une forte enveloppe qui le protège durant quelque temps de vie latente (fig. 1, F). Le protoplasma

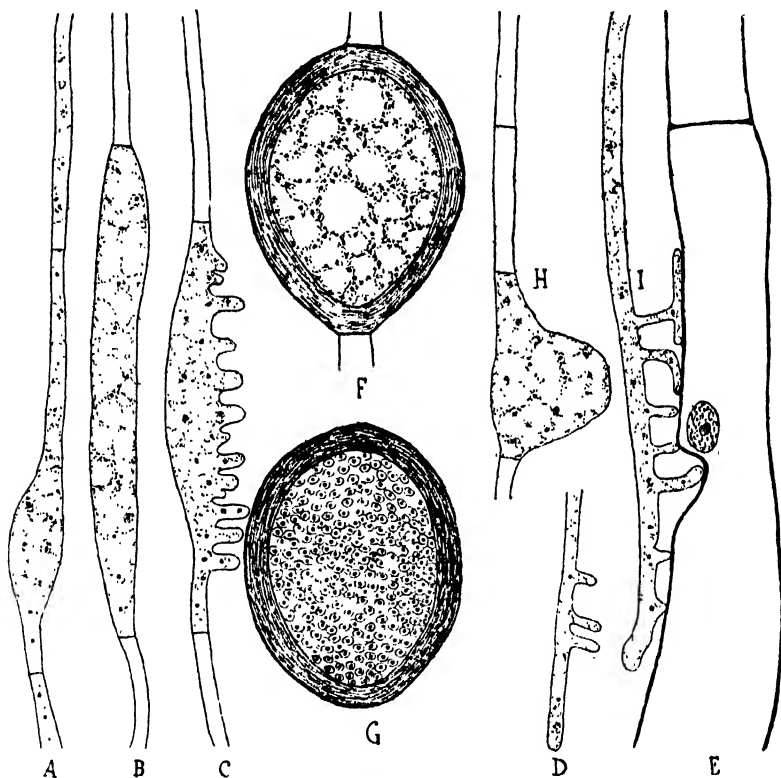


FIG. 1. — *L, D*, Mycelium avec ses prolongements venant s'appliquer sur la membrane des cellules hospitalières. — *A, B, C, H, F*, différents stades de formation des kyates. — *G*, kyste renfermant un grand nombre de petites spores.

y forme de larges travées dans lesquelles sont logés de nombreux noyaux. La pluralité des noyaux se manifeste dès le début et leur nombre augmente avec les progrès du développement.

L'enveloppe présente à considérer trois couches :

1° l'interne, mince, cellulosique, entoure le protoplasme ; 2° la moyenne est épaisse et offre des stries concentriques ; 3° enfin l'externe représente la membrane primitive du tube qui s'est dilatée en forme de poche pour suivre l'accroissement du kyste.

Au moment de la germination, le protoplasme se concentre autour de chacun des noyaux et il se forme un nombre indéterminable de petites spores (fig. 1, G). La spore est sphérique ou elliptique et la membrane qui l'entoure limite un hyaloplasme au centre duquel se trouve un petit noyau sphérique.

Nous n'avons pu suivre les stades ultérieurs de la germination, mais les caractères histologiques que nous venons d'exposer suffisent amplement pour établir que cette espèce n'appartient ni au *Entyloma*, ni aux Exoacées.

M. Dangeard (1) a montré, en effet, que les spores intercalaires des *Entyloma* et les asques des Exoacées, auxquels on comparait ces kystes, renferment deux noyaux qui se fusionnent en un seul noyau sexuel d'où dérivent les noyaux des embryons des spores. Or, dans l'espèce que nous venons d'étudier, on ne remarque aucune fusion et les noyaux des spores ont une origine toute différente, puisqu'ils viennent du thalle.

Pour trouver un développement semblable dans les champignons, il faut se reporter à la famille des Chytridinées, et notamment aux *Cladochytrium*, où la reproduction se fait par kystes et par sporanges.

---

(1) P.-A. Dangeard : Le Botaniste, 3<sup>e</sup> série, 6<sup>e</sup> fascicule, 15 janvier 1894. *Ibid.*, 4<sup>e</sup> série, 1<sup>er</sup> et 2<sup>e</sup> fascicules, 25 juillet 1894.

OBSERVATIONS  
DE  
BIOLOGIE CELLULAIRE

Par P.-A. DANGEARD et L. ARMAND

---

L'étude de la biologie cellulaire attirera de plus en plus des adeptes : c'est le champ clos où se livrent les controverses les plus intéressantes ; on y cherche une explication de la vie ou du moins une compréhension meilleure des phénomènes qui la caractérisent ; on veut y trouver la raison d'être des manifestations d'hérédité, d'atavisme, de variation ; malheureusement, lorsqu'on examine les nombreuses théories en présence (1), on est frappé de leur peu de solidité : elles s'appuient sur des détails de structure cellulaire encore mal connus, ou diversement interprétés, lorsqu'elles ne se contentent pas de pures hypothèses.

Cherchons à augmenter le fonds commun d'observations sur la cellule : c'est actuellement le meilleur moyen de préparer la voie à des généralisations futures.

(1) Consulter Y. Delage : *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité*. Paris, 1895.

Dans la cellule, deux individualités, si l'on peut s'exprimer ainsi, sont associées : le protoplasma et le noyau ; on ne sait pas encore la nature exacte du contrat qui les lie ; on ignore la date à laquelle il a commencé et les circonstances qui ont amené cette association ; nous pouvons du moins nous attacher à mieux connaître ces deux parties de la cellule dans leur structure, dans leurs modifications normales ou pathologiques, dans leur rôle réciproque.

Pour étudier les rôles respectifs du noyau et du protoplasma, deux méthodes principales sont actuellement connues.

Dans l'une, la première en date, on sépare sur un organisme vivant un fragment plus ou moins considérable dans le but d'observer les phénomènes de survie présentés par cette portion isolée et devenue indépendante du tout dont elle faisait partie ; Balbiani a donné à cette opération le nom de *mérotomie* ; grâce aux travaux de ce savant (1), grâce aux recherches de Werworn (2) et de Hofer (3), on a pu réussir à connaître approximativement, dans quelques cas, les fonctions qui dépendent uniquement du protoplasma et celles qui sont exercées concurremment par le protoplasma et le noyau.

L'un de nous a indiqué récemment une seconde méthode : elle consiste à charger un parasite nucléaire du soin de détruire complètement le noyau de la cellule ; le protoplasma ainsi énucléé vit encore assez longtemps

(1) Balbiani : *Recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés* (Recueil zoologique suisse, t. V, 1888, p. 1-72). — *Nouvelles recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés* (Annales de micrographie, 1893).

(2) Verworn : *Biologische Protisten-Studien* (Zeitschr. f. Wiss. Zool., t. XLVI, 1888). — *Psycho-physiologische Protisten-Studien. Experimentelle Untersuchungen*, 1889.

(3) B. Hofer : *Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss des Kerns auf das protoplasma* (Jenaisch., Zeitschrift für Naturw. t. XXIV, 1890).

et il est possible alors de fixer ses propriétés ; cette méthode par *nucléophagie* a sur la première certains avantages appréciables, elle ne nécessite pas la mise à nu du protoplasma sur une grande surface et permet d'éviter le traumatisme qui est consécutif de la mérotomie (1) ; malheureusement, elle ne peut être d'un usage courant.

Dans ces deux méthodes, on ne parvient à isoler dans la cellule qu'un seul des associés, le protoplasma ; le rôle du noyau ne peut être apprécié que par une comparaison entre les fonctions remplies par ce protoplasma seul et la somme des fonctions dévolues à la cellule tout entière.

Il existe bien une troisième manière permettant d'isoler, dans une cellule, un fragment de protoplasma dépourvu de noyau : c'est par plasmolyse que Klebs a réussi à montrer que la formation d'une membrane, chez différentes algues, est liée à la présence d'un noyau (2) ; mais cette dernière méthode est évidemment défectueuse et les résultats qu'elle a fournis ont été contestés.

N'y aurait-il donc pas moyen d'observer également dans la cellule le noyau seul, après disparition complète du protoplasma ? Personne, à notre connaissance, n'a encore posé cette question, ni essayé de la résoudre ; nous allons voir, dans la suite de ce travail, que la chose n'est peut-être pas impossible ; de même qu'on peut obtenir une *nucléophagie* totale, de même il semble bien que, dans certains cas, on puisse observer une *plasmaphagie* complète, laissant le noyau encore vivant.

Lorsque des tissus meurent lentement sous l'influence d'une blessure, sous l'attaque de parasites animaux ou végétaux, sous l'action de conditions physiques défavo-

(1) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les parasites du noyau et du protoplasma* (Le Botaniste, 4<sup>e</sup> série, janvier 1896).

(2) Klebs : *Beiträge zur physiologie der Pflanzenzelle* (Unter. aus dem bot. Institut in Tübingen, Bd. II, p. 489).

rables, et même lorsque la mort arrive naturellement, n'y aurait-il pas grand intérêt à suivre en détail ce que devient chacun des associés ? Lequel possède la plus grande résistance ? Est-ce dans le noyau que la vie persiste le plus longtemps ? Il y a là un champ d'étude vaste qui exigera peut-être des réactifs spéciaux, des méthodes nouvelles d'investigation.

Bornons-nous aujourd'hui à montrer, par un seul exemple, comment il est possible, en cherchant dans cette voie, d'arriver à des résultats vraiment intéressants et nouveaux ; il nous sera fourni par une étude des hypertrophies et des déformations du noyau, sous l'influence parasitaire, dans les racines d'Orchidées.

Les hypertrophies et modifications du noyau, sous l'influence parasitaire, ont déjà été signalées dans les cellules végétales par divers auteurs.

Sappin-Trouffy, dans ses belles recherches sur l'histologie des Urédinées, a vu les suçoirs de tous ces champignons se porter au voisinage du noyau ; ce noyau se déforme, s'hypertrophie, et il finit tôt ou tard par perdre son contour régulier et sa chromatine (1). Rosen avait déjà remarqué des déformations dans une espèce, le *Puccinia asarina* (2). Il y aurait intérêt à mieux préciser les divers états que le noyau présente avant de disparaître complètement : nous en avons indiqué quelques-uns à propos d'autres parasites plasmaphages (3).

L'un de nous a pu s'assurer que les suçoirs des Pé-

(1) Sappin-Trouffy : *Recherches histologiques sur les Urédinées* (Le Botaniste, 2<sup>e</sup>-5<sup>e</sup> fascicules, 1896).

(2) Rosen : *Beiträge zur Kenntniss der Pflanzenzellen* (Beiträge zur Biologie der Pflanzen, herausgegeben von Dr Ferdinand Cohn, 1892, p. 258).

(3) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les parasites du noyau et du protoplasma* (Le Botaniste, 4<sup>e</sup> série, 6<sup>e</sup> fascicule, 1896, p. 240).

ronosporées affectionnent également le voisinage du noyau; leurs branches, lorsqu'ils sont ramifiés, entourent étroitement la masse nucléaire et la déforment; il y a hypertrophie du noyau et de la cellule qui le contient (fig. 1).

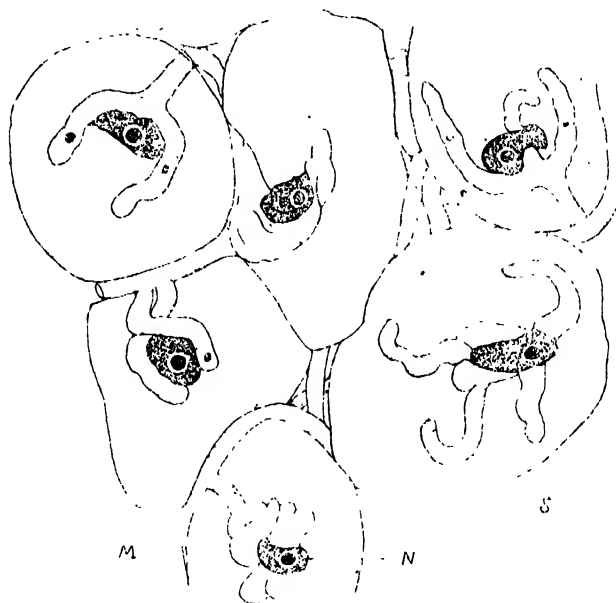


FIG. 1. — *Peronospora effusa*. — S, suçirs; N, noyau de la cellule hôtalière (grossissement 400). D'après Dangeard.

Cavara vient de montrer que le champignon qui vit dans les cellules corticales des racines de vanille produit, sur le noyau de ces cellules, des effets remarquables; les noyaux, qui sont normalement sphériques, deviennent fréquemment lobés ou anguleux; ils peuvent se fragmenter par division indirecte; l'influence parasitaire agit même à distance, car les noyaux des cellules non



envahies par le parasite sont eux-mêmes hypertrophiés dans le voisinage du point attaqué (1).

Tout récemment, Molliard a constaté des faits analogues dans des cellules végétales attaquées par des Phytomyces et il termine par cette conclusion : « En résumé, les phénomènes présentés par les cellules attaquées par différents parasites animaux ou végétaux, lorsqu'ils se traduisent par une hypertrophie, ne dépendent ni de la nature des cellules ni de celle des parasites ; ils se résument en un accroissement d'activité du cytoplasme et du noyau, et sont ceux que l'on rencontre dans toutes les cellules présentant, pour des causes normales ou anormales, cet accroissement d'activité : une hypertrophie du cytoplasme et du noyau, puis des modifications, subies par ce dernier et qui se rapportent à sa dégénérescence et à sa disparition complète (2) ».

L'influence parasitaire n'est pas en effet la seule à produire des modifications profondes du noyau.

Dès 1880, Prillieux, étudiant les altérations produites dans les plantes par la culture dans un sol surchauffé (3), arrivait à des résultats très intéressants : les germinations de courge et de haricot, obtenues dans ce sol surchauffé, présentaient une hypertrophie considérable de l'axe hypocotylé : elle était due, non à une multiplication du nombre des cellules, mais à une augmentation de leur volume. Prillieux a vu, à l'intérieur de ces grandes cellules, les noyaux grossir outre mesure, se déformer, se fragmenter, en un mot présenter les mêmes phénomènes que ceux dont nous venons de constater l'existence dans l'irritation parasitaire.

(1) F. Cavaia : *Ipertrufie ed anomalie nucleari in seguito a parassitismo vegetale* (Rivista di patologia vegetale, vol. V, 1896).

(2) Molliard : *Hypertrophie pathologique des cellules végétales* (Revue générale de Botanique, 15 février 1897, p. 44).

(3) Prillieux : *Annales sc. nat. Bot.*, 1880, t. X.

De son côté, Zacharias vient de suivre avec soin les divers états par lesquels passe le noyau dans les tubes criblés du maïs et de la courge (1).

Le sujet est loin cependant d'être épuisé : en particulier, lorsque, dans une cellule, le protoplasma et le noyau se trouvent en présence d'un organisme parasite, il s'établit un *modus vivendi* qui aurait besoin d'être mieux défini ; ce n'est qu'en connaissant exactement la nature des relations qui s'établissent, que l'on pourra arriver à mieux comprendre ces associations comprises sous le nom général de *symbiose*.

Les mycorhizes endotrophiques des orchidées sont très favorables à ce genre d'étude ; elles ont été observées et décrites par Schleiden, Reissek, Schacht, Prillieux, Drude, Reinke, Eidam, Mollberg, Vuillemin.

Wahrlich nous a fourni sur ces curieuses formations des renseignements assez précis : il a démontré que les grosses pelotes que l'on trouve abondamment dans les cellules corticales des diverses espèces d'orchidées étaient d'origine mycélienne ; à la suite de cultures, il a rapporté ces champignons au groupe des *Pyrénomycètes* et il distingue deux espèces sous le nom de *Nectria Vándæ* et *Nectria Goroshankinia* (2) ; cette assimilation, selon Franck, n'est pas encore suffisamment justifiée, et il donne au champignon le nom générique d'*Eidamia*, sans se prononcer sur sa place exacte dans la classification (3). Nous commencerons par dire quelques mots du champignon avant d'étudier son action sur les cellules ; nos observations ont porté presque toutes sur les racines de

(1) E. Zacharias : *Ueber das Verhalten des Zellkern in Wachsendem Zellen* (Flora, Bd. 81, Heft II, 1895).

(2) W. Wahrlich : *Beitrag zur Kenntniss der Orchideen wurzelpilze* (Bot. Zeit., 1886).

(3) Frank : *Lehrbuch der Botanik*, vol. I, p. 267, Leipzig, 1892.

*Ophrys aranifera* ; c'est à cette espèce que se rapportent les figures du texte.

Les filaments mycéliens pénètrent dans la racine soit par l'intermédiaire des poils radicaux (fig. 2, A), soit directement par les cellules de l'assise pilifère ; ils passent de là dans les cellules sous-jacentes, à travers les parois cellulaires ; ces filaments présentent un étranglement très prononcé au niveau de chaque cloison qu'ils traversent

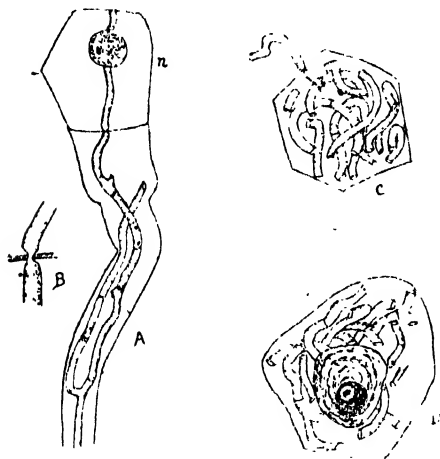


FIG. 2.

(fig. 2, B) ; leur membrane, d'abord incolore, devient plus tard jaunâtre ou brunâtre : aussi, est-il très difficile d'y découvrir les noyaux ; ceux-ci sont excessivement petits ; dans le cours de nos recherches sur les différents groupes de champignons, nous en avons rarement vu de taille aussi réduite ; dans les conditions les plus favorables, on

aperçoit un nucléole à peine plus gros que les deux ou trois granulations chromatiques qui constituent la charpente de ce noyau ; le mycélium est cloisonné çà et là en articles qui contiennent fréquemment deux noyaux ; mais nous ne saurions dire avec certitude si ce nombre peut être plus élevé ; ces noyaux n'ont d'ailleurs d'intérêt que par leur petitesse même ; il en faudrait plus de 10.000 réunis pour égaler en volume un seul des noyaux de la plante hôte ; lorsque le mycélium est jeune, on peut voir, dans les extrémités en voie de croissance, un protoplasma finement granuleux, presque homogène.

Le mycélium se répand dans les cellules corticales de la racine sans pénétrer dans le cylindre central ; mais il ne produit ici ses grosses pelotes caractéristiques qu'à une certaine distance de la surface ; les deux ou trois assises les plus extérieures ne présentent en général que des filaments mycéliens : ou des pelotes rudimentaires ; les cellules plus profondes augmentent beaucoup de volume : les filaments mycéliens s'y ramifient, entre-croisent leurs rameaux et finissent par former une masse compacte, qui se comporte à l'égard du noyau de deux manières différentes : elles l'entourent plus ou moins complètement ou bien elles se constituent en dehors de lui. Ce résultat est dû, nous semble-t-il, à l'état de la cellule au moment où le champignon y pénètre : en effet, si la cellule est très jeune, le noyau en occupe encore le centre, et il se trouve tout naturellement enveloppé par les rameaux mycéliens ; si la cellule est plus âgée, le noyau est devenu pariétal, et il échappe à l'action directe des filaments qui se pelotonnent au milieu de la cavité cellulaire.

Quoi qu'il en soit, les résultats produits sur les noyaux sont très différents dans l'un et l'autre cas ; et pour mieux les comprendre, nous commencerons par examiner quelle est la structure de la cellule dans une racine non attaquée pour cette même région de l'écorce.

Cette région est formée par cinq ou six assises de grandes cellules polyédriques renfermant beaucoup d'amidon ; les noyaux y sont globuleux ; ils occupent le milieu de la cellule ; plus rarement, ils se trouvent au contact même de la paroi : l'amidon est disposé autour d'eux en grains sphériques, de grosseur variable (fig. 5, A) ; ces noyaux sont entourés par une membrane nucléaire très mince ; les granules de chromatine y sont disposés en un réseau dont les mailles sont de largeur variable : en certains points, les mailles du réseau sont tellement fines

que la chromatine ainsi accumulée paraît former des amas homogènes ; cet aspect peut s'étendre sur une partie plus ou moins grande du noyau ; en un point de ce noyau, se trouve un gros nucléole arrondi de structure homogène. Dans ces cellules amylières, le protoplasma disparaît graduellement ; on n'en retrouve que des traces qui se montrent alors sous forme de très fins trabécules ; le reste de la cellule est rempli de suc cellulaire incolore.

Cette région ne comprend pas l'écorce tout entière : elle reste séparée de l'assise subéreuse par une ou deux épaisseurs de cellules ordinaires, et elle ne s'étend pas en général jusqu'à l'endoderme même : les cellules endodermiques ne possèdent point d'amidon.

C'est dans toutes les cellules de cette région que le champignon élit domicile ; et le premier effet de l'irritation parasitaire est d'amener une hypertrophie des cellules et de leur noyau ; les cellules présentent un diamètre double de leur diamètre normal, et elles sont dépourvues d'amidon : l'irritation parasitaire agit à distance, ainsi que l'a constaté Cavara dans les racines de vanille.

Le champignon ne pénètre pas dans les cellules à raphides : ces dernières sont toutes mortes ou à peu près ; dans quelques-unes, on réussit encore à voir le noyau qui s'aplatit au contact de la paroi et se colore à peu près uniformément dans sa masse : le paquet de raphides est lui-même entouré d'une substance incolore contenant un grand nombre de globules sensibles à l'action des réactifs ; la plupart des autres ne renferment plus ni protoplasma ni noyau.

Sur des sections de racines traitées par l'iode et l'acide sulfurique, les membranes des cellules corticales, qui sont de nature cellulosique, se colorent en bleu ; elles se montrent alors, sur toute leur surface, criblées de petites ponctuations de grandeur variable et de forme ovale ou elliptique ; c'est par ces ponctuations que le champignon

pénètre d'une cellule à l'autre, en présentant au passage un étranglement prononcé.

Arrivé dans une cellule, le filament mycélien s'y ramifie abondamment; ses rameaux s'entre-croisent et s'enchevêtrent irrégulièrement; leur membrane est mince et incolore: le protoplasma est finement granuleux, presque homogène dans les extrémités en voie de croissance: on voit partout de nombreux noyaux; mais les filaments sont tellement contournés qu'il est très difficile de pouvoir fixer avec exactitude leur nombre par article (fig. 3): nous pensons qu'ils sont assez nombreux.

A ce moment, le champignon vit en bonne intelligence avec le noyau de la cellule: celle-ci possède encore du protoplasma qui se trouve principalement disposé autour du noyau en

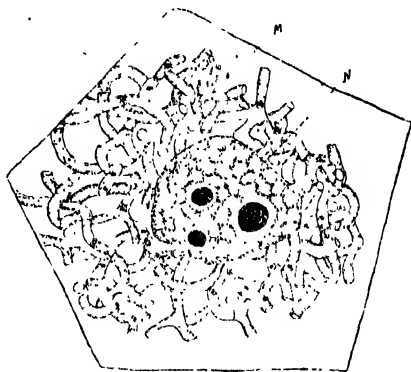


FIG. 3. — *Ophrys aranifera*. — Noyau de la cellule hôte entouré par le mycélium du champignon (grossissement 400).

couche mince: un peu plus tard, la quantité de protoplasma diminue et le buisson mycélien commence à montrer des signes manifestes de désorganisation; certains filaments sont renflés irrégulièrement; ils sont limités par une membrane nette; au dedans, le protoplasma occupe un canal qui est séparé de la membrane par une large espace annulaire incolore. Ce protoplasma est granuleux, réticulé; il réagit aux réactifs comme le protoplasma vivant; on y trouve plusieurs noyaux par article; dans d'autres filaments, le contenu se transforme en une pâte homogène de couleur jaunâtre ou brunâtre: puis, les limites des hyphes deviennent indistinctes: les

noyaux de ce mycélium ont totalement disparu : il y a eu gonflement des membranes qui s'appliquent les unes sur les autres : on réussit, au moyen de l'iode et de l'acide sulfurique, à y faire apparaître des stries concentriques très rapprochées. Bref, il y a une gélification totale à laquelle prennent part le protoplasma et les membranes, et qui donne naissance à une pelote compacte dans laquelle on ne distingue plus que des zones concentriques d'épaisseur variable ; cette pelote occupe les deux tiers environ du volume de la cellule : les pelotes sont réunies d'une cellule à l'autre par des filaments mycéliens.

La transformation est loin d'être toujours aussi complète ; parfois la gélification n'atteint que la partie centrale qui reste entourée d'un feutrage de filaments à paroi mince et incolore, ou à paroi plus épaisse et jaunâtre (fig. 2, D) ; dans les cellules qui occupent le voisinage de la circonférence de la racine, le plus souvent, il n'y a même pas gélification ; les filaments restent distincts et de couleur jaune brun ; on peut encore trouver en un point quelconque de la région occupée par le champignon des buissons mycéliens qui persistent avec leur paroi distincte, mince et incolore.

En d'autres termes, dans chaque cellule, le champignon peut s'arrêter, dans sa désorganisation, à l'un des stades qui le conduisent à la gélification complète.

Personne ne paraît s'être posé la question de savoir si cette transformation gommeuse est une propriété du champignon lui-même, ou bien si elle est d'ordre pathologique. Nous pensons que c'est à cette dernière opinion qu'il faut se rallier : en effet, ici, contrairement à ce qui existe généralement, la plante lutte avec avantage contre l'envahisseur ; cette lutte existe dans chaque cellule ; le champignon qui se trouve en présence du protoplasma et du noyau de cette cellule, semble avoir d'abord l'avantage : les conditions sont favorables à son développement, puis-

qu'il se ramifie en nombreuses branches ; mais bientôt les choses changent de face : le protoplasma de la cellule a été plus ou moins complètement absorbé, sans doute pour fournir aux besoins de la nutrition du champignon : la lutte se trouve à peu près circonscrite entre le parasite et le noyau de la cellule ; pendant que le noyau conserve sa vitalité, le parasite meurt et se transforme en une masse informe et inerte ; cette désorganisation ne peut guère être attribuée qu'à l'action du noyau : il doit se produire une sorte de digestion intracellulaire, s'exerçant sur le champignon. Quelles sont exactement les réactions qui se passent ? L'action est-elle due à la sécrétion d'un acide ou d'une base ? Nous l'ignorons ; lorsque cette question s'est présentée à nous, il ne fallait plus songer à se procurer des échantillons vivants de cette orchidée ; maintenant que l'attention se trouve appelée sur ce point, nul doute que l'emploi judicieux du tournesol et de l'alizarine sulfoconjuguée n'amène à des résultats intéressants, du genre de ceux qui ont été obtenus chez les infusoires et les amibes (1).

Bien que nous ne puissions pas affirmer que le protoplasma disparaît entièrement dans les cellules renfermant le champignon, il est permis, semble-t-il, de penser que son rôle est devenu à peu près négligeable ; tant que la cellule renfermait suffisamment de protoplasme, le parasite s'est nourri et s'est développé avec vigueur ; lorsque cette provision est épuisée, l'action du noyau se fait sentir : c'est une sorte d'action digestive qui amène la mort et la désorganisation du parasite ; cette action digestive se continue ; elle s'exerce tout particulièrement au contact, à en juger par les relations intimes qui s'établissent entre le noyau et la pelote gommeuse mycé-

(1) Balbiani, *loc. cit.*, et F. Le Dantec : *Recherches sur la digestion intracellulaire chez les Protozoaires* (Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, 1891, t. XXIII).



lienne ; c'est ainsi qu'on voit les noyaux s'étaler à la surface de la pelote, se ramifier de diverses façons à son intérieur, se comporter, en un mot, comme un rhizopode à protoplasma réticulé ; de plus, nous avons constaté plusieurs fois, autour de noyaux plus ou moins entièrement engagés dans la masse du peloton gélatineux, la présence d'une zone incolore : elle était délimitée très nettement (fig. 4, B) : à cet endroit, il n'y avait pas de géla-

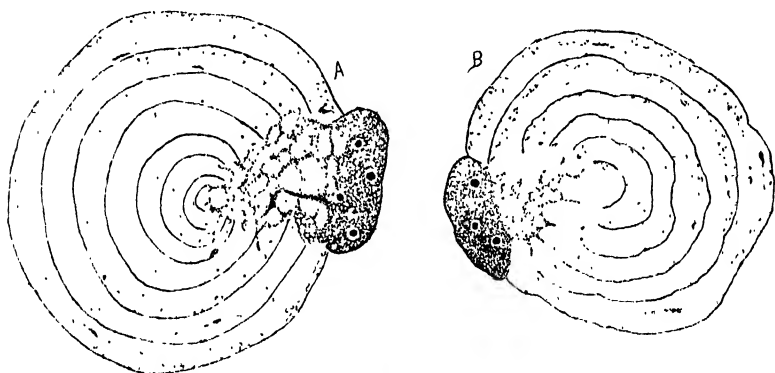


FIG. 4. — Pelotes mycéliennes et noyaux des cellules corticales (grossissement 500).

tine, et sa disparition est due, selon nous, à une sorte de digestion effectuée par le noyau.

C'est la première fois que, chez les plantes, on constate cette influence du noyau sur la digestion ; mais elle a été indiquée chez les animaux par plusieurs auteurs, par Hofer (1) dans l'*Amœba Proteus*, par Verworn (2) dans *Thalassicolla pelagica*.

Les noyaux de la cellule, malgré les déformations con-

(1) Hofer : *Experim. Untersuchungen über den Einfluss des Kernes auf das protoplasma* (Jen. Zeitsch. f. Naturwis., 1890, Bd. 24, N. F. Bd. 17, p. 405).

(2) Verworn : *Die physiologische Bedeutung des Zellkerns* (Pfluger's Archiv. f. d. ges. Physiol., 1892, Bd. 51).

sidérables qu'ils peuvent subir, et que nous étudierons en détail, sont cependant vivants, et cela n'est pas en contradiction avec la disparition progressive du protoplasma ; on sait en effet, d'après les travaux d'Acqua (1) et de Verworn, que des noyaux, isolés du protoplasma, peuvent continuer à vivre pendant un temps assez long.

Quant aux pelotes gélatineuses, nous avons vu que la vie les abandonne de très bonne heure : nous connaissons moins la nature des modifications chimiques qui s'y produisent par la suite.

Drude et Reinke ont rapproché cette substance des gommes et des mucilages, et Drude a même émis l'idée qu'elle est voisine de l'arabine. Wahrlich conteste le fait en s'appuyant sur ses expériences qui lui montrent que, contrairement à ce qui se produit pour les gommes, l'action de l'eau et de la potasse n'amène pas une augmentation sensible du volume des pelotes : il incline à penser que ces formations renferment soit de l'huile, soit plutôt une résine ; elles sont très résistantes à l'action des acides et des alcalis.

Nous pensons qu'il y a lieu de maintenir cette substance dans le groupe des gommes : elle provient d'une modification de la membrane et du protoplasma ; on sait d'autre part qu'il y a tous les passages entre des gommes qui sont entièrement solubles sous l'action de l'eau et d'autres qui n'augmentent même pas de volume ; on sait également que les unes sont solubles dans l'oxyde de cuivre ammoniacal, alors que les autres y sont totalement insolubles ; de même, les unes bleuissent sous l'action de l'iode seul ; pour les autres, il faut en plus l'action de l'iode et de l'acide sulfurique comme pour la cellulose :

(1) Aqua : *Contribuzione alla conoscenza della cellula vegetale* (Malpighia, 1891, vol. V).

enfin, quelques-unes se colorent simplement en jaune par l'iode ou même restent incolores (1).

Dans ces conditions, nous n'avons qu'à indiquer quelques-unes des réactions que nous avons observées.

Wahrlich a obtenu avec le chlorure de zinc iodé une coloration variant du violet et du bleu jusqu'au bleu foncé.

En employant l'iode et l'acide sulfurique, nous avons eu un résultat différent; pendant que les cellules de la racine donnaient la réaction cellulosique, les pelotes prenaient une coloration acajou; sur quelques-unes, une teinte verte s'est produite suivant quelques zones concentriques; l'iode, employé seul, colore ces pelotes en jaune; elles sont solubles après quelque temps dans l'oxyde de cuivre ammoniacal; elles le sont également dans l'acide sulfurique concentré; l'hématoxyline leur communique une couleur brune. Dans les colorations doubles au picrocarmin et bleu de Löffler, elles prennent une teinte verte; avec la safranine et le violet de gentiane, c'est la couleur rouge qui domine; avec le vert de méthyle, ces pelotes se comportent absolument comme les membranes lignifiées (2).

On peut dire qu'elles ont des réactions communes avec la cellulose, avec les membranes lignifiées et même avec la chromatine: cela ne peut surprendre en raison de leur origine même.

Nous allons maintenant examiner ce que devient le noyau de la cellule à partir du moment où le champignon y a pénétré.

Lorsque le parasite a envahi un point de l'écorce, les cellules réagissent, même à distance, pour lutter contre

(1) Consulter Zimmermann: *Die botanische Mikrotechnik*, Tübingen, 1892, p. 152.

(2) Il est bon de remarquer qu'il s'agit ici de pelotes totalement gélinifiées et non des états intermédiaires.

l'envahisseur : il s'y développe une vitalité exagérée qui entraîne une hypertrophie des cellules et des noyaux.

Les noyaux subissent ensuite des modifications dans leur forme et dans leur structure ; pour les étudier plus

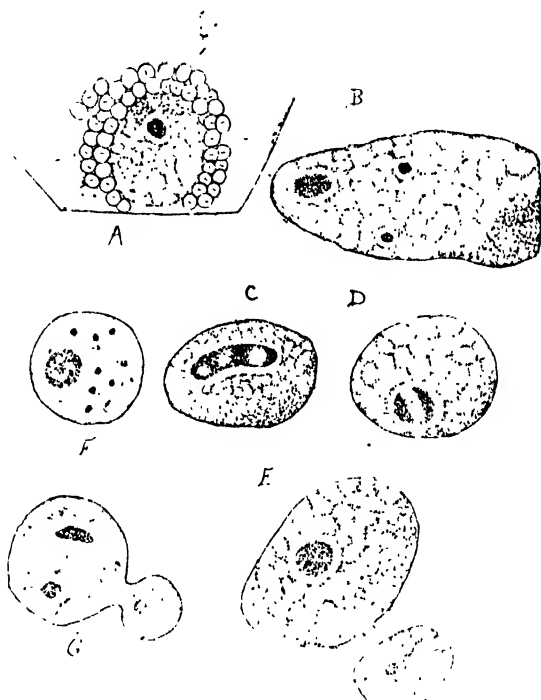


FIG. 5. — *Ophrys aranifera*. — Noyau ordinaire A ; noyaux hypertrophiés B, C, D ; noyaux en divisions E, G (grossissement 580).

facilement, on peut distinguer deux cas principaux, reliés d'ailleurs entre eux par de nombreux intermédiaires.

1° *Le noyau reste extérieur aux pelotes mycéliennes.*

Nous avons déjà fait remarquer précédemment que cette position devait être en rapport avec une pénétration tardive du champignon, alors que le noyau était déjà devenu pariétal dans les cellules : cela peut tenir également à un faible développement du peloton.

Ces noyaux se comportent sous l'action des réactifs comme les noyaux des cellules normales : leur structure est réticulée (fig. 5, B, C, D) ; il y a cependant une tendance de la chromatine à s'amasser en îlots irréguliers et même à se condenser en masses compactes ; au lieu d'un seul nucléole, il y en a généralement plusieurs, dont un gros et plusieurs de taille plus réduite (fig. 5, B) ; ces nucléoles sont érythrophiles, alors que le protoplasma est cyanophile : ces nucléoles renferment souvent plusieurs vacuoles ; d'autres fois, ils sont de densité variable en leurs différents points (fig. 5, D, C) ; quelques-uns s'allongent en forme de biscuit (fig. 5, C). Ces noyaux se divisent par simple fragmentation (fig. 5, E) et les cellules arrivent ainsi à renfermer deux et quelquefois trois noyaux, rarement davantage.

A côté de ces noyaux qui, à part l'irrégularité de leur forme générale, rappellent beaucoup les noyaux ordinaires, il en existe d'autres qui se comportent d'une façon différente avec les réactifs ; leur structure n'est pas réticulée ; la masse nucléaire est dense, d'apparence homogène, mais, en réalité, elle est formée de granules serrés les uns contre les autres ; on y trouve un ou plusieurs nucléoles (fig. 5, F, G) ; ces noyaux se fragmentent comme les premiers (fig. 5, G).

Nous ignorons la signification de ces sortes de noyaux : ils ne se trouvent pas dans toutes les sections ; nous nous bornerons à indiquer comment on peut les distinguer à l'aide des colorations usuelles.

Avec l'hématoxyline, la substance nucléaire et le nucléole prennent une faible teinte brune ; la coloration est beaucoup plus foncée dans les noyaux ordinaires.

Les doubles colorations sont plus instructives à cet égard.

Avec le carmin et le bleu de Lofler, les noyaux ordinaires ont leur nucléole coloré en rouge, et la chroma-

tine prend une teinte rouge violet ; les autres présentent une teinte verte générale ; elle est plus accentuée dans le nucléole.

Cette teinte verte est la même pour ces derniers noyaux, lorsqu'on remplace le carmin par l'hématoxyline ; les noyaux ordinaires sont colorés en bleu.

Lorsqu'on emploie la safranine et le violet de gentiane, les différences sont moins grandes ; le nucléole se colore en rouge et la chromatine en violet ; mais les colorations sont beaucoup plus intenses dans les noyaux ordinaires.

Ces deux sortes de noyaux peuvent exister dans la même cellule.

2° Le noyau est engagé plus ou moins dans la pelote mycélienne.



FIG. 6. — *Ophrys aranifera*. — Noyau avec long pédoncule encore engagé dans la pelote mycélienne (grossissement 400).

Cette position du noyau doit être sans doute attribuée principalement au fait qu'il occupe encore le centre de la cellule, lorsque celle-ci est envahie par les rameaux mycéliens (fig. 3) ; la gélification se produit quelquefois avant que ce noyau ait pu se dégager (fig. 2, P), mais il arrive également qu'il réussit à gagner l'extérieur (fig. 6, N).

Le noyau se révèle avec une plasticité, une aptitude aux transformations encore inconnues à ce degré, pensons-nous : nous le voyons présenter dans sa forme générale une ressemblance frappante avec un Rhizopode à protoplasma réticulé ; à la vérité, dans ce changement de

forme, une action mécanique joue un grand rôle ; il n'en est pas moins indispensable que le noyau puisse se plier à ces exigences.

Lorsqu'on se trouve en présence d'aspects semblables à ceux des figure 4 et figure 7, la pensée qui vient tout d'abord à l'esprit est que ces noyaux ont envoyé des prolongements, des sortes de pseudopodes à l'intérieur du pelo-

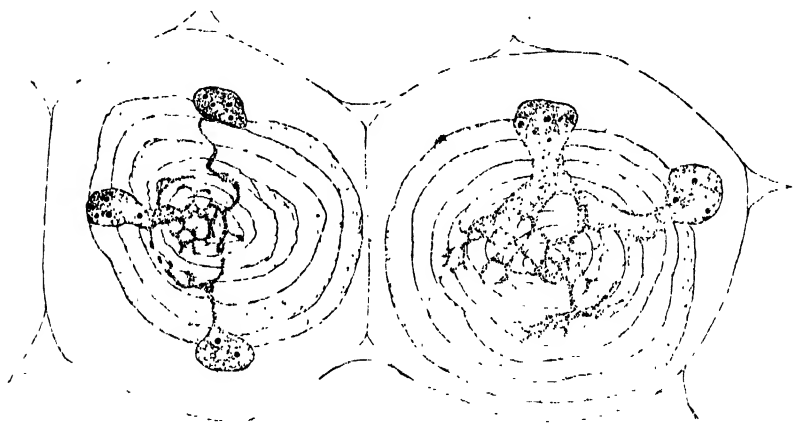


FIG. 7. — *Ophrys aranifera*. — Pelotes mycéliennes gélifiées ; noyaux superficiels se continuant par de nombreuses ramifications à l'intérieur de ces pelotes (grossissement 500).

ton mycélien gélifié ; en y réfléchissant, on envisage ces modifications d'une manière plus conforme à la réalité et plus naturelle. En effet, rappelons-nous qu'au début, le noyau se trouve au centre d'un buisson formé de filaments enchevêtrés ; il devient prisonnier : c'est alors qu'il cherche à gagner la surface en profitant des passages restés libres, en s'étirant dans les parties les plus étroites ; en même temps, il agit sur ces filaments qu'il contribue sans doute à transformer en substance gommeuse ; son action digestive, qui semble bien s'exercer réellement, lui permet de se réserver à l'intérieur du

peloton ces canaux irréguliers dans lesquels la substance nucléaire persiste tout en restant en communication directe avec la masse principale du noyau devenue extérieure ; dans cette lutte, le noyau, d'abord unique au centre du peloton, peut se fragmenter, et c'est ainsi que l'on observe fréquemment, à la surface de ces formations, deux ou trois noyaux qui restent unis par des trabécules communs (fig. 7).

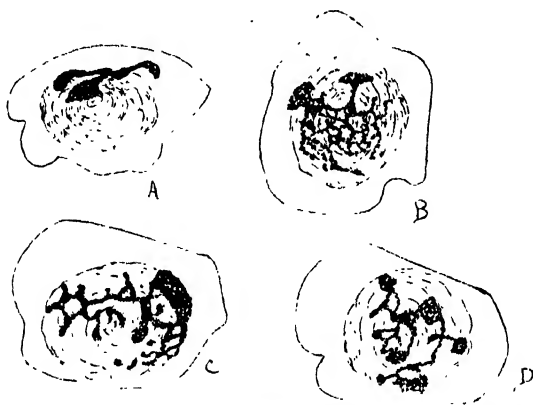


FIG. 8. — *Ophrys aranifera*. — Formes singulières présentées par la substance nucléaire du noyau à l'intérieur des pelotes gelifiées (grossissement 250).

Dans ces noyaux, le nombre des nucléoles est souvent assez grand ; mais ce n'est pas absolument général. Ces noyaux réticulés se présentent sous les aspects les plus variés (fig. 8, A, B, C, D) : cela se comprend tout naturellement après les explications qui précèdent et qui indiquent la cause de ces transformations : on observe d'ailleurs tous les états intermédiaires entre ces noyaux réticulés et les noyaux superficiels plus ou moins étalés en nappes et souvent lobés.



## CONCLUSIONS

Les résultats les plus importants de ce travail se rapportent :

A. Aux modifications du noyau de la cellule hospitalière sous l'influence du champignon.

B. A la présence de deux sortes de noyaux dans la région de la racine envahie par le parasite.

C. Aux divers phénomènes qui se succèdent dans les cellules hospitalières et qui permettent de mieux comprendre la symbiose dans les mycorhizes endotrophiques.

### A

L'hypertrophie du noyau, les déformations ordinaires qui s'y produisent sous l'action d'un parasite de nature végétale ou animale, ou qui résultent de conditions physiques anormales sont, nous l'avons vu, assez connues.

Mais ce qui est plus intéressant encore, ce sont ces aspects vraiment extraordinaires qui rappellent tout à fait des Rhizopodes réticulés; nous ne connaissons personnellement qu'un exemple qui s'en rapproche, c'est celui des noyaux de l'endosperme du *Zea Mays*. Les noyaux rencontrés dans cet endosperme par Köppen (1) n'existent que dans les cellules renfermant de l'amidon.

Nous avons pu établir quelle est, dans les mycorhizes endotrophiques, la cause de ces déformations ultimes : nous avons vu le noyau, prisonnier au centre du buisson mycélien, cherchant à se dégager, profitant des moindres intervalles restés libres, s'y engageant pour gagner la surface, en prenant alors les formes les plus variées. Il y a là deux choses distinctes à considérer : d'une part,

(1) Köppen : *Ueber das Verhalten des Zellkernes im ruhenden Samen* (Inaug. Diss. von Leipzig, Iéna, 1887).

les conditions réalisées par le champignon, d'autre part, la grande plasticité de la substance nucléaire et son aptitude aux transformations ; le noyau n'agit pas autrement, dans la circonstance, qu'un animal renfermé dans une cage et qui essaye de profiter, pour en sortir, des ouvertures les plus étroites.

## B

Nous avons rencontré plusieurs fois, dans les cellules de la région envahie par le parasite, deux sortes de noyaux ; les uns sont des noyaux ordinaires à structure réticulée ; les autres ont une substance nucléaire finement ponctuée, sans vacuoles ; ils ressemblent à cet égard aux noyaux de l'épiderme de *Hyacinthus orientalis*.

N'ayant aucune explication à fournir au sujet de ces deux espèces de noyaux, nous n'avons pas à insister sur ce point : l'intérêt se trouve ailleurs.

Nous employons depuis plusieurs années dans notre Laboratoire une méthode de double coloration qui semble n'avoir jamais été signalée jusqu'ici : elle donne, dans beaucoup de cas, d'excellents résultats. La première coloration est obtenue au moyen du picro-carmin de Weigert ou l'hématoxyline, la seconde est fournie par le bleu de Löffler ; l'action de ce dernier ne doit durer que quelques secondes ; on lave rapidement ensuite à l'alcool absolu.

C'est au moyen de cette double coloration que nous avons distingué les propriétés particulières des deux espèces de noyaux de la racine d'orchidée ; dans les mêmes préparations, les uns conservent la couleur générale communiquée par le premier réactif, les autres prennent la teinte verte du second.

Il semble que cette méthode est appelée à rendre quelques services au moment où l'on s'occupe de classer

les noyaux en *erythrophiles* et *cyanophiles* ou encore en *baseophiles* et *acidophiles* (1).

### C

Pour essayer de comprendre les phénomènes de symbiose dans les mycorhizes endotrophiques, nous avons eu à nous occuper du parasite et de la cellule qui le contient.

Le champignon n'était connu ni dans sa structure intime, ni dans la façon exacte dont il se désorganise pour former les pelotes intracellulaires ; ses cellules sont plurinucléées ; les filaments s'hypertrophient dans la cellule hôte ; la mort survient ; les noyaux disparaissent ; le protoplasma des hyphes se transforme en une substance inerte, homogène, jaunâtre qui prend part, ainsi que la membrane, à la gélification totale.

On peut comprendre, de la manière suivante, les divers états par lesquels passe le champignon, avec les changements corrélatifs qui se produisent dans la cellule.

1. Le champignon pénètre dans les cellules de la racine : il y trouve d'abord des conditions très favorables à son développement : il se nourrit du protoplasma de la cellule hôte et peut-être aussi, dans une certaine mesure, de substances qui lui sont transmises par le mycélium resté extérieur. La cellule ne souffre pas trop d'abord de la présence du parasite ; elle redouble d'activité, ce qui amène une hypertrophie de sa cavité et du noyau qu'elle renferme.

2° A ce travail exagéré, le protoplasma s'épuise ; les sécrétions nucléaires, neutralisées jusqu'ici par le protoplasma et le jeu régulier des fonctions vitales, agissent défavorablement sur le champignon ; aussi, ce dernier,

(1) Voir Zimmermann : *Die Morphol. und Physiolo. des pflanzlichen Zellkernes*, p. 22-23.

non seulement cesse de végéter, mais il meurt rapidement et se désorganise.

3° Dans cette lutte, c'est le noyau de la cellule qui se trouve le moins éprouvé ; sans doute, il s'est hypertrophié, fragmenté ; mais il a su se soustraire à l'étreinte des filaments mycéliens du parasite ; il reste vivant malgré les déformations qu'il a subies et il n'est pas téméraire de penser qu'il peut encore utiliser la substance inerte fournie par la désorganisation du champignon.

---

# DU ROLE DE L'HISTOLOGIE DANS LA CLASSIFICATION DES SPORES

CHEZ LES CHAMPIGNONS

Par P.-A. DANGEARD

---

Les champignons possèdent des appareils reproducteurs si nombreux et si variés que la classification des diverses espèces de spores est devenue très difficile.

Déjà, cependant, la découverte, dans les champignons supérieurs, de spores ayant une origine sexuelle, est venue apporter à cette classification une simplification notable : elle a surtout permis d'établir, d'une famille à l'autre, des homologues indiscutables entre ces corps reproducteurs.

Il n'en est pas de même des spores asexuées : parmi ces dernières, la confusion, à l'heure actuelle, est encore très grande, dans l'emploi des termes et la valeur qu'on leur attribue.

Nous avons recueilli des matériaux en vue de comparer la formation des spores asexuées à celle des spores sexuées, qui a été exposée par nous dans des mémoires antérieurs ; il nous est arrivé de faire ainsi des constatations qui ne sont pas dépourvues d'intérêt : nous indique-

rons en quelques mots des aperçus nouveaux qui ne demanderaient qu'à être généralisés, étendus, complétés.

Prenons comme exemple l'une des espèces les plus communes, le *Penicillium crustaceum* Fries.

Lorsqu'on examine le filament principal qui porte l'appareil conidien, on constate que le nombre des noyaux qui est assez élevé dans les articles du thalle et dans ce filament, se réduit dans les rameaux fructifères à l'unité : les cellules des branches qui forment le pinceau, n'ont qu'un noyau ; ces branches sont terminées par des cellules-mères supportant chacune un long chapelet de conidies ; à l'intérieur de cette cellule-mère se trouve un noyau qui est en état de continuelle division : cette division semble se faire suivant le mode indirect ; il est impossible de se prononcer sur le nombre des chromosomes. A chaque division, un des nouveaux noyaux s'engage dans une nouvelle conidie formée par bourgeonnement.

Ainsi donc, toutes les conidies qui forment un chapelet, proviennent de cette cellule-mère ; leurs noyaux tirent tous leur origine du noyau unique de cette même cellule.

Il en est de même, nous l'avons vu, dans la formation des conidies du *Sphærotheca Castagnei*, et ici, c'est bien sûrement par mitose que se divise le noyau de la cellule-mère ; la seule différence consiste en ce que, dans le *Sphærotheca Castagnei* les conidies ne prennent point naissance par bourgeonnement, mais par formation d'une cloison qui sépare la cellule-mère en deux.

On peut donc essayer de distinguer les conidies, définies d'après les données qui précèdent, en :

a. Conidies provenant d'un bourgeonnement de la cellule-mère. Ce sont les plus nombreuses : on les rencontre dans les *Aspergillus*, le *Trichoderma lignorum* et beaucoup de mucédinées, dans les spermogonies des Urédinées, chez les *Sacharomyces* ;

b. Conidies provenant de la division de la cellule-mère. On peut choisir comme typé le *Sphærotheca Castagnei*.

La conidie, par son origine et par sa structure, est bien la spore asexuée dans toute l'acception du mot.

Revenons maintenant au *Penicillium crustaceum* ; nous en avons fait de nombreuses cultures en vue d'obtenir des périthèces : dans plusieurs de ces cultures, nous avons obtenu la forme *Coremium* ; en général, on n'y accorde aucune attention ; on se borne à y voir une simple agrégation de nombreux appareils conidiens ordinaires. L'étude histologique de cette forme *Coremium* m'a conduit à une autre conclusion ; à la vérité, les filaments fructifères, réunis en nombre plus ou moins grand, portent bien des chapelets de spores ; mais ces spores ont une origine très différente de celle des conidies ; elles ne sont point produites par une cellule-mère : elles proviennent de la séparation en articles des branches fructifères plurinucléées ; c'est un simple phénomène de fragmentation analogue à celui qui se produit à un si haut degré dans l'*Oidium lactis* ; chaque article renferme de trois à cinq noyaux et il s'entoure d'une paroi épaisse.

Il y a donc lieu de ne pas confondre ces spores avec des conidies ; on pourrait les désigner sous le nom d'oïdies.

Les oïdies sont des éléments reproducteurs résultant de la fragmentation d'un filament mycélien, sans le concours nécessaire d'une division de noyaux : ils proviennent également de l'individualisation de certains articles du thalle qui épaississent leur membrane et accumulent des réserves ; ces oïdies, en général, ont de deux à cinq noyaux environ.

Les oïdies enkystées sont des chlamydospores (*Nyctalis*).

Parmi les nombreux appareils de fructification décrits par Brefeld dans les Ascomycètes et les Basidiomy-

cètes (1), il y en a qui donnent naissance à des conidies et d'autres qui produisent des oïdies ; les cas extrêmes se reconnaissent facilement ; certains autres ne pourront être distingués que par une étude histologique spéciale.

Quant aux urédospores et écidiospores dont M. Sappin-Trouffy a indiqué le mode exact de formation (2), il y aurait lieu, selon nous, de les considérer comme des conidies ; en effet, elles sont produites par une cellule-mère, et leurs noyaux proviennent, par division indirecte, des deux noyaux de cette cellule mère ; seulement, elles ne sont pas simples, puisqu'elles subissent des modifications ultérieures consistant, pour l'écidiospore, en la séparation d'une cellule stérile, et pour l'urédospore, d'un pédicelle plus ou moins long ; ce sont des conidies composées.

Tout fait prévoir qu'il y aura lieu également de distinguer des oïdies composées.

Il est évident que les conidies sont des spores asexuelles au même titre que les spores des Muscinées et des Fougères : comme ces dernières, elles sont produites par des cellules-mères ; d'autre part, les oïdies nous rappellent davantage les bubilles, les propagules, les boutures, marcottes, etc.

Nous n'avons pas l'intention, bien entendu, de faire ici quelque chose de définitif ; nous semons une idée ; elle nous paraît bonne ; attendons la récolte pour juger de sa qualité.

---

(1) Brefeld : *Untersuchungen aus dem Gesammtgebiete der Mykologie*, VII, VIII, IX Heft.

(2) Sappin-Trouffy : *Recherches histologiques sur les Urédinées* (Le Botaniste, 2-5 fascicules, 1896.)



# SUR LA PRODUCTION ACCIDENTELLE D'UNE MATIÈRE COLORANTE ROUGE

DANS UNE CULTURE DE *Mucor racemosus*

---

Ce n'est pas la première fois que l'on observe une coloration accidentelle se produisant chez des champignons naturellement incolores; Frésenius a remarqué le fait pour des moisissures se développant dans des cultures de *Micrococcus prodigiosus*; de Bary a observé le même phénomène pour des *Eurotium* et un *Mucor* qui vivaient sur des fruits rouges, pour le *Phytophthora infestans*, parasite sur des pommes de terre rouges ou bleues.

On est cependant très incomplètement fixé sur les conditions mêmes dans lesquelles se produit cette coloration : ainsi, de Bary ignore si la matière colorante se trouve dans le protoplasma ou dans le suc cellulaire, ou dans les deux à la fois : il ne sait pas davantage si cette substance est contenue dans le champignon encore vivant ou seulement dans les cellules qui sont mortes du fait même de la préparation (1).

C'est uniquement à titre documentaire que nous rapportons ici une observation que nous avons faite sur ce

(1) A. de Bary, *Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze*, p. 15.

sujet dans notre laboratoire et sans y accorder d'autre importance.

Nous avons établi un certain nombre de cultures du *Mucor racemosus* afin d'assister à la formation des chlamydospores dans le liquide même des cultures : celle qui a montré une belle couleur rouge sang renfermait une solution sucrée de bouillon de bœuf : les spores avaient été prélevées sur une culture de *Mucor* dans le lait ; il s'était produit très vite un grand nombre de chlamydospores et, au bout de quelque temps, nous étions surpris de voir une large tache rouge envahir le mycélium, alors que le liquide restait incolore.

Le contenu des filaments colorés en rouge s'est montré sous deux aspects différents : 1° le plus souvent, les filaments renfermaient seulement de nombreux globules d'apparence oléagineuse et de dimensions excessivement variables ; ils étaient colorés en rouge partiellement ou totalement ; d'autres globules de même nature restaient incolores : 2° les filaments renfermaient une masse de couleur rouge ; lorsqu'on examinait cette masse attentivement, il semblait qu'elle fût composée d'une quantité considérable de filaments colorés, irrégulièrement entrelacés et de longueur variable ; on aurait pu prendre cela pour des Bacilles ; les notes que nous avons conservées, indiquent que cette apparence est due au protoplasme lui-même.

La matière colorante est insoluble dans l'eau et dans l'alcool.

Le contenu oléagineux des chlamydospores qui se trouvaient dans cette même culture, n'était coloré en rouge que dans un certain nombre : les autres restaient incolores.

A noter comme coïncidence le fait que cette coloration rouge s'est produite dans le *Mucor* au moment où le *Penicillium* commençait à se montrer à la surface de la culture.

# A PROPOS D'UN MÉMOIRE DE G. MASSÉE

INTITULÉ

« A MONOGRAPH OF THE GEOGLOSSEAE »

---

Au moment où ce fascicule du *Botaniste* est sous presse, nous recevons le n° XLII des *Annals of Botany* ; nous y trouvons un intéressant travail de G. Massée : *A Monograph of the Geoglosseae*. Ce savant confirme l'exactitude de nos observations en ce qui concerne le mode de naissance de l'asque dans le groupe des Ascomycètes ; il a cru reconnaître, d'autre part, que les cystides du *Coprinus atramentarius* ainsi que les longs poils qui couvrent l'extérieur du périthèce dans les *Ascocobus*, *Lachnea*, etc., se forment comme les asques. D'où il conclut que « the coalescence of the apical cells of two distinct hyphae does not prove, in all cases, that these hyphae are gametes, in the usual sense in which that term is employed. Secondly, that the coalescence of two cells, the mixing of their protoplasm, and the fusion of their nuclei, does not necessarily constitute an oospore ; and that under certain conditions, where these two conditions are fulfilled, a purely vegetative structure is produced as the result of such conjugation ; consequently, there is no evidence to prove that the conditions descri-

bed by Dangeard as constituting a sexual act in the formation of the asci in the Ascomycètes are such in reality ».

Il sera du plus haut intérêt de vérifier les faits annoncés par G. Massée ; toutefois, nous dirons qu'alors même qu'ils seraient reconnus exacts, ils n'en laisseraient pas moins intacte et entière la conclusion qui termine notre second mémoire sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes : « Dans les champignons il existe, comme chez les autres organismes, plantes ou animaux, des embryons possédant un noyau double à leur berceau ; partout ailleurs, on dit que de tels embryons sont d'origine sexuelle ; pourquoi leur refuserait-on ce caractère chez les champignons ? »

Est-il besoin de dire que les cystides ou les poils ne rentrent pas dans cette définition générale s'appliquant à l'ensemble du règne végétal et du règne animal ?

Aucun cas d'anastomose, de mélange de protoplasmes, de fusions de noyaux, en dehors de la reproduction sexuelle, ne peut être compris dans la définition qui précède ; c'est ce qui fait la force de nos idées ; le jour où on voudrait les abandonner, il faudrait par là même renoncer à ce que nous considérons tous comme le critérium de la sexualité.

---

*Remarque.* — Monsieur Brunotte, agrégé d'histoire naturelle à l'Ecole supérieure de pharmacie de Nancy, a bien voulu nous écrire à propos d'une note parue dans *le Botaniste*, 4<sup>e</sup> série, 1894, et concernant une anomalie de la fleur du *Tulipa sylvestris* ; il nous signale deux travaux qu'il a publiés lui-même sur les Tulipes tétramères, l'un dans le *Malpighia* vol. vi, 1892, l'autre dans la *Feuille des jeunes naturalistes*, 1892 ; nous nous empressons de les indiquer à ceux que la littérature parue sur ce sujet pourrait intéresser.



# TABLE DES ARTICLES

CONTENUS DANS LA CINQUIÈME SÉRIE DU « *BOTANISTE* »

---

1. P.-A. DANGEARD. — Contributions à l'étude des Acrasiées, p. 1-20, fig. 1-4.
2. P.-A. DANGEARD. — Note sur une nouvelle espèce de Chytridinées, p. 21-26, fig. 1.
3. P.-A. DANGEARD. — La reproduction sexuelle dans le *Sphaerotheca Castagnei*, p. 27-31.
4. SAPPIN-TROUFFY. — Sur la signification de la fécondation chez les Urédinées, p. 32-37, fig. 1-2.
5. P.-A. DANGEARD. — Une maladie du peuplier dans l'ouest de la France, p. 38-43.
6. SAPPIN-TROUFFY. — Recherches mycologiques, p. 44-58, fig. 1-6.
7. SAPPIN-TROUFFY. — Recherches histologiques sur les Urédinées, p. 59-244, fig. 1-69, avec table des matières.
8. P.-A. DANGEARD. — Second mémoire sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes, p. 245-284, fig. 1-17.
9. SAPPIN-TROUFFY. — Note sur la place du *Protomyces macrosporus* dans la classification, p. 285-288, fig. 1.
10. P.-A. DANGEARD ET L. ARMAND. — Observations de biologie cellulaire, p. 289-313, fig. 1-8.
11. P.-A. DANGEARD. — Du rôle de l'histologie dans la classification des spores, chez les champignons, p. 314-317.
12. P.-A. DANGEARD. — Sur la production accidentelle d'une matière colorante rouge dans une culture de *Mucor racemosus*, p. 318-319.
13. P.-A. DANGEARD. — A propos d'un Mémoire de G. Massée, intitulé : « A Monograph of the Geoglossæ », p. 320-321.



ÉTUDES  
SUR  
LA CELLULE





**ETUDES**  
**SUR**  
**LA CELLULE**

**SON ÉVOLUTION, SA STRUCTURE**  
**SON MODE DE REPRODUCTION**

**PAR**

**P.-A. DANGEARD**

**Professeur de Botanique à la Faculté des Sciences de l'Université de Poitiers**

---

**EXTRAIT DU BOTANISTE, 6<sup>e</sup> SÉRIE**

---

**POITIERS**

**DIRECTION DU BOTANISTE**

*34, rue de la Chatne, 34*

---

**1899**



L'INFLUENCE  
DU  
MODE DE NUTRITION  
DANS L'ÉVOLUTION DE LA PLANTE

Par P.-A. DANGEARD

---

Les progrès accomplis au XIX<sup>e</sup> siècle dans toutes les branches de la Botanique, ont eu pour résultat de multiplier les points de rapprochements entre le règne animal et le règne végétal (1).

Les découvertes les plus récentes sur la cellule, sur les phénomènes intimes de la fécondation, sur le développement des organismes inférieurs, tendent toutes à nous faire admettre une origine commune pour les deux règnes. Il est dès lors intéressant de rechercher cette origine, de se demander lequel des deux règnes a précédé l'autre, d'essayer d'entrevoir la cause qui a provoqué la distinction en animaux et végétaux. On peut se demander pourquoi il y a eu ainsi deux courants principaux qui, partant d'une même source, s'éloignent l'un de l'autre, accentuent leurs différences et donnent finalement des êtres

(1) J. Sachs : *Histoire de la Botanique*, traduction Henri de Varigny, Paris, 1892.

aussi dissemblables par leur organisation et leur manière d'être, que les plantes supérieures et les vertébrés.

Lorsque la pluie tombe sur un de ces hauts plateaux qui séparent deux bassins, c'est une simple différence de niveau qui détermine la direction que prendra la goutte d'eau allant se perdre dans la Méditerranée ou l'Océan ; trouvons-nous quelque chose d'analogue au début des deux règnes ?

Nous répondons par l'affirmative ; nous pensons que la différenciation en animaux et végétaux correspond aux différences qui se sont manifestées au début de la vie dans le mode de nutrition.

Il peut paraître téméraire de poser la question dans ces termes : nous croyons cependant qu'elle ne peut blesser aucune conviction ; la marche de l'évolution tout entière repose sur des idées du même genre : sélection naturelle, adaptations diverses ; nous nous bornons à faire intervenir d'une manière plus directe un facteur dont l'importance semble avoir été trop négligée jusqu'ici.

Ce n'est pas d'ailleurs la première fois que nous formulons cette idée (1) ; elle n'a pas été sans avoir eu déjà quelque influence sur la classification ; nous voulons, s'il se peut, entraîner la conviction ; nous désirons tout au moins développer notre pensée assez clairement et assez explicitement pour qu'on n'ait plus l'excuse de nous avoir mal compris.

S'il devenait prouvé que l'organisation générale de la plante a été commandée par le « mode de nutrition », nous n'aurions plus la même difficulté à faire admettre son rôle et sa signification à l'origine de la vie ; nous allons donc essayer cette démonstration.

Nous n'ignorons pas sur quel terrain nous nous aven-

(1) P.-A. Dangeard : *Notice bibliographique sur nos publications en botanique* (Le Botaniste, 4<sup>e</sup> série, janvier 1895).

turons ; nous nous y sommes engagé presque malgré nous ; en voulant écrire quelques pages d'introduction à un *Traité des Champignons*, des questions se posaient les unes après les autres et demandaient une réponse. Nous avons cherché les solutions ; nous croyons en avoir trouvé quelques-unes et nous les soumettons à nos lecteurs ; la plupart sont des collègues dans l'enseignement des Universités ; ils nous aideront par leurs critiques à faire la part de ce qu'il peut y avoir d'exact et d'utile dans ce mémoire.

Nous aurions voulu donner une place plus grande à la bibliographie ; dans ce but, nous avons parcouru un grand nombre d'ouvrages consacrés à l'évolution, ceux de Darwin, Hæckel, L. Agassiz, de Quatrefages, Spencer, De-lage, Perrier, Saporta et Marion, Werworn, Le Dantec, etc.

Les tendances de quelques-uns de ces livres sont nettement matérialistes : nous avons le vif désir que nos idées sur l'influence du mode de nutrition dans l'évolution de la plante ne puissent encourir le même reproche.

Aucun des auteurs dont nous venons d'énumérer les noms ne s'est placé au même point de vue que nous, ou, s'il l'a fait, c'est à notre insu. Si certaines de nos conclusions se rapprochent de celles qui ont été formulées par Spencer dans ses « *Principes de biologie* », on voudra bien reconnaître que nous y sommes arrivé par une voie différente et qui nous est personnelle.

### **Influence du mode de nutrition.**

L'ensemble des végétaux est formé par deux séries d'importance inégale.

La première comprend les plantes dépourvues de chlorophylle : elle est composée des Champignons et de la presque totalité des Bactériacées.

La seconde renferme toutes les plantes colorées en

vert par la chlorophylle : ce sont les Algues, les Muscinées, les Cryptogames vasculaires, les Gymnospermes et les Angiospermes.

Dans les deux séries, la nutrition est superficielle : la digestion et l'absorption ont lieu au contact des surfaces externes ; l'organisme n'introduit à son intérieur que des substances à l'état liquide ou gazeux qui sont ensuite modifiées au sein du protoplasma et incorporées à sa masse.

La nutrition superficielle est un caractère commun à toutes les plantes, de même que la structure cellulaire est un caractère commun à tous les êtres vivants ; mais, tandis que les Champignons ne possèdent que ce mode de nutrition, les plantes à chlorophylle ont, en outre, une nutrition dite « holophytique » ; elle leur permet de fixer dans leurs tissus le carbone de l'air sous l'influence des rayons solaires.

Ces différences dans la nutrition ont déterminé des différences considérables dans l'évolution des deux séries ; elles ont produit deux types d'organisation qui s'éloignent à tel point l'un de l'autre que certains auteurs font des Champignons ou Mycètes un règne à part.

#### A. — LA SÉRIE INCOLORE

Les Champignons, ne possédant pas de chlorophylle, se sont trouvés dans un état d'infériorité manifeste ; le progrès chez eux ne pouvait venir que d'un *perfectionnement* de la nutrition superficielle et d'un *accroissement* de la surface d'action.

La nutrition s'est ainsi trouvée fonction : 1° de l'étendue de la surface du corps par rapport à son volume ; 2° de la richesse du milieu nutritif ; 3° de l'activité digestive de cette surface.

La première condition s'est montrée la plus impor-

tante ; c'est elle qui a déterminé l'organisation générale de l'appareil végétatif du mycète.

Le corps, dans les Champignons qui se rapprochent le plus du type primitif, est sphérique ; c'est une conclusion qui s'impose à la suite de nos observations sur les Champignons inférieurs.

Nous pouvons donc rechercher comment les espèces sphériques primitives ont pu se modifier dans le courant de l'évolution et essayer d'en déterminer les causes.

Constatons tout d'abord l'impossibilité où se sont trouvés les Champignons d'évoluer en augmentant indéfiniment leur surface sans changer leur forme.

On sait, en effet, que dans la sphère, les surfaces croissent proportionnellement au carré du rayon, alors que les volumes augmentent proportionnellement au cube du rayon ; cela ressort des deux formules : surface sphère  $= 4 \pi R^2$  ; volume sphère  $= 4/3 \pi R^3$ .

Il en résulte que la forme sphérique n'est avantageuse pour l'espèce que si le diamètre reste faible : l'accroissement de la surface d'absorption, loin de constituer un avantage au point de vue de la nutrition, place l'organisme dans des conditions de vie d'abord moins avantageuses, puis impossibles.

Aussi voyons-nous que tous les Champignons à forme arrondie, ovale ou ellipsoïde, se présentent avec de faibles dimensions ; leur diamètre, comme celui des Sphériles, des Nucléophages (1), des Olpides, etc., oscille en général entre 30 et 80  $\mu$ . Pour que cette taille puisse être dépassée, il faut des conditions particulières : c'est alors qu'interviennent les deux autres facteurs intéressant la nutrition générale de l'organisme, à savoir la richesse du milieu nutritif et l'activité plus grande de la digestion. C'est ainsi

(1) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les parasites du noyau et du protoplasma* (Le Botaniste, 4<sup>e</sup> série, 6<sup>e</sup> fascicule, 1896).



que les *Synchytrium* qui réalisent un des termes extrêmes de l'accroissement en volume sous la forme sphérique, arrivent à atteindre un volume de 150 à 200  $\mu$ . L'individu, dans ce genre, est placé au milieu d'une cellule nourricière qui renouvelle sans cesse son protoplasma aux dépens des cellules environnantes : il y a là un milieu nutritif par excellence ; quant au pouvoir digestif, il doit être considérable, si l'on en juge approximativement par le degré d'irritation parasitaire qui se manifeste par une hypertrophie locale.

L'observation est d'accord avec le raisonnement pour établir que, par suite du mode de *nutrition superficiel*, la différenciation du mycète sous la forme sphérique s'est trouvée limitée.

La forme cylindrique permettait une différenciation plus complète de l'appareil végétatif ; dans le cylindre, le diamètre seul change le rapport entre la surface du corps et son volume ; la longueur n'a aucune influence ; c'est ce qui ressort des formules : surface cylindre  $\equiv 2 \pi R \times H$  ; volume cylindre  $= \pi R^2 \times H$ . Il y avait là une voie tout indiquée dans laquelle le mycète s'est engagé, et il l'a parcourue avec tous les perfectionnements qu'elle comportait ; cette considération nous fournit une réponse à beaucoup de questions qui, sans elle, resteraient insolubles.

Le diamètre des cordons mycéliens s'est trouvé naturellement limité comme pour la forme sphérique : il s'est établi également dans chaque espèce, et pour la même raison, un diamètre moyen en rapport avec la richesse du milieu nutritif et l'activité digestive.

C'est ainsi que les plus gros cordons mycéliens ne dépassent guère 60  $\mu$  ; on trouve ce cas réalisé dans les *Achlyogeton*, les *Myzocyttium*, etc. ; ce résultat n'est obtenu que grâce à un parasitisme s'effectuant dans les cas les plus favorables à la nutrition ; dans les conditions

ordinaires, ces dimensions sont trop grandes ; le rapport entre la surface d'absorption et le volume est trop faible : aussi le diamètre des tubes mycéliens n'atteint guère en général que 10 à 20  $\mu$  et il est souvent beaucoup plus faible.

Si le diamètre des tubes n'a pu dépasser certaines dimensions, il n'en est pas de même de la longueur ; une fois le rapport établi dans le cylindre entre le volume et la surface absorbante, la longueur peut s'accroître indéfiniment sans changer ce rapport ; c'est par ce moyen que les Champignons ont augmenté leur masse totale dans des proportions considérables qui n'ont souvent pour limite que l'épuisement du milieu nutritif.

Le secret de l'organisation si particulière des Champignons est là : le système végétatif est formé par des filaments simples ou ramifiés ; les tubes pourront rester continus ou se cloisonner ; ils pourront conserver leur indépendance, s'accoler en rhizomorphes ou s'agglomérer en stromes.

D'autres différences tiennent à une adaptation secondaire. Si nous considérons les hyphes d'un *Peronospora* circulant dans les espaces intercellulaires d'un tissu, nous pouvons prévoir la nécessité d'organes spéciaux venant assurer la nutrition superficielle ; en effet, les tubes mycéliens ne pourraient que très difficilement et très imparfaitement emprunter directement aux cellules, à travers leur membrane, la nourriture qui leur est nécessaire : c'est alors qu'interviennent les suçoirs, simples ou ramifiés, qui pénètrent dans ces cellules, plongent dans le protoplasma nourricier et se mettent au contact du noyau. La même nécessité physiologique a entraîné la formation d'organes semblables dans des familles aussi éloignées que le sont les Péronosporées, les Urédinées et les Erysiphées : ce simple fait montre bien l'importance de la nutrition sur la formation des organes ; il

montre également que, pour des conditions identiques, l'organe produit a été de même nature.

On pourrait en dire autant sans doute du système nourricier des Chytridiacées épiphytes; seulement, comme le gain à réaliser est relativement considérable, les filaments suçoirs ont un diamètre très faible et par suite une surface absorbante très grande par rapport au volume du parasite; de cette façon, une partie de la surface totale, celle du sporange, a pu rester inactive.

Nous allons voir maintenant quel a été le résultat des *différences d'activité* dans le fonctionnement des surfaces absorbantes aux divers points de l'organisme.

Chez les formes sphériques primitives, ces différences sont nulles: la surface digestive s'accroît également dans tous les points; il ne s'établit pas davantage de différence dans le protoplasma du corps; tous les noyaux se ressemblent et ont une valeur égale. Lors de la formation des éléments reproducteurs, tout le protoplasma et tous les noyaux sont utilisés; il se produit une simple fragmentation; la mort, en tant que *destruction* du protoplasma et des noyaux, ne semble pas exister encore: ces espèces sont immortelles (1).

Cela n'existe plus lorsqu'on envisage les formes cylindriques qui ont succédé aux premières; la surface a continué encore quelque temps à s'accroître dans tous ses points à la fois; les avantages signalés plus haut persistent; mais cela n'a eu que peu de durée. Nous voyons que de bonne heure, dans l'évolution, le mycète a limité son accroissement aux extrémités du corps; de la sorte, il a pu épaisir ses membranes en arrière et renouveler constamment sa surface active en avant. A

(1) La mort par accident, qui est d'une fréquence extrême chez tous les organismes inférieurs, est ici hors de question.

mesure que le filament mycélien s'allonge, l'action des surfaces anciennes sur les aliments s'émousse, diminue et peut finir par disparaître ; mais de nouvelles se forment constamment et entrent en activité aux extrémités du thalle.

Ce simple fait semble avoir produit une répercussion considérable sur l'organisme tout entier. En effet, la nutrition superficielle ne peut se faire normalement dans les parties anciennes, la membrane est épaissie, usée, incapable de fonctionner régulièrement ; il en résulte qu'une distinction tend à s'établir dans la masse du protoplasma et dans les noyaux ; c'est seulement aux extrémités en voie de croissance que la vitalité se maintient dans son intégrité, maintenue et conservée par une nutrition régulière, alors que dans les parties plus âgées, cette vitalité tend à disparaître par une diminution progressive suivie d'une disparition plus ou moins complète de la nutrition.

C'est là, selon nous, la cause pour laquelle le protoplasma n'a pas conservé partout ses attributs primitifs, c'est-à-dire l'immortalité ; celle-ci est restée l'apanage des organismes les moins différenciés ; la mort s'est introduite dans l'organisme, au cours de l'évolution, par une *inégalité de nutrition*, et cette dernière elle-même résulte d'une *localisation* de la fonction, en vue d'un perfectionnement de l'être.

Si l'*inégalité* de nutrition est bien la cause de la séparation du protoplasma en parties d'inégale valeur dont les unes continuent à vivre, alors que les autres se détruisent, nous devons admettre que, dans les cas où la nutrition s'opère également bien partout, la séparation n'a pas lieu.

Comparons à ce point de vue les Bactériacées aux Champignons ; les résultats en sont instructifs.

Chez les Bactériacées, les formes sphériques restent naturellement en dehors de la question comme dans les

Champignons ; elles sont immortelles ; il ne se produit pas d'inégalité dans la nutrition et par suite de différences dans la nature et le sort ultérieur du protoplasma. Les formes filamenteuses seules peuvent être comparées au système végétatif des Champignons ; or, chez les Bactériacées, l'accroissement n'est pas localisé aux extrémités ; il continue à se faire également dans tout l'ensemble ; le protoplasma est donc soumis partout à des conditions identiques quant à l'activité de la surface digestive ; aussi n'observe-t-on pas de différences dans la manière dont se comportent les divers éléments au point de vue de la nutrition superficielle ; la division est seulement plus ou moins rapide selon la richesse du milieu nutritif ; la mort naturelle est inconnue dans ce groupe : c'est ce que nous voulions établir.

Nous allons rechercher maintenant si quelques champignons, dans la série ascendante, ne présentent point, par exception, un mode d'accroissement semblable à celui des espèces primitives ; si, comme dans ces dernières, la nutrition continuait à s'y faire également par toute la surface, elles devraient, dans le cas où nos idées seraient justes, jouir elles-mêmes de l'immortalité ou tout au moins d'une grande longévité.

Considérons à ce point de vue les éléments de la Levure : ce sont des cellules ovales ou arrondies ; on y trouve sous la membrane une couche pariétale de protoplasma renfermant un noyau nucléolé et limitant une grande vacuole. A un moment donné, on voit apparaître à la surface un bourgeon qui se trouve rattaché à la cellule-mère par un petit pédicule ; le noyau de la cellule-mère se divise, et l'un des noyaux, s'engageant dans le pédicule, se rend dans la cellule-fille ; celle-ci grossit, se détache de la cellule-mère, mène une vie indépendante et bourgeonne à son tour ; le bourgeonnement est d'autant plus actif que le milieu nutritif est lui-même plus

favorable au développement. En somme, il n'y a guère de prise à une inégalité dans la nutrition pour chaque cellule considérée en particulier; théoriquement, nous ne voyons aucune raison pour que la mort survienne.

Il est assez probable cependant qu'elle se produit au bout d'un temps plus ou moins long pour toute cellule-mère, parce que l'on conçoit fort bien que la membrane ne se renouvelant pas comme dans les espèces primitives à sporange, elle ne puisse plus au bout d'un certain temps remplir ses fonctions; il n'en reste pas moins établi que la proportion de substance vivante immortelle est, dans ces organismes, énorme par rapport à la substance présumée mortelle.

Il nous est même impossible, en ce qui concerne les Levures, d'affirmer que la mort est nécessaire, car l'argument fourni plus haut n'a qu'une valeur relative; à un certain moment, en effet, les membranes peuvent se renouveler; sous la membrane primaire, la cellule-mère se divise en plusieurs cellules-filles, munies chacune d'une membrane de nouvelle formation. Observerait-on directement une destruction de cellules, au bout d'un certain nombre de générations, comme dans les cas de sénilité cités par Maupas chez les Infusoires (1), qu'il serait toujours possible d'incriminer le milieu nutritif et les conditions de l'expérience.

On peut donc affirmer que, si la Levure n'est pas immortelle, elle a du moins la possibilité de l'être.

En cherchant bien, peut-être trouverait-on d'autres cas analogues; il n'est même pas impossible que la notion d'immortalité puisse s'appliquer à certaines phases d'un organisme: je veux parler des conidies bourgeonnantes des Ustilaginées qui, comme l'a montré Brefeld, peuvent

(1) Maupas : *Recherches expérimentales sur la multiplication des infusoires ciliés* (Archiv. Zool. expér. et génér., 2<sup>e</sup> série, VI).

se multiplier à la façon des Levures (1). Toutefois il faut bien reconnaître que l'argument tiré de l'usure de la membrane d'enveloppe conserve ici toute sa valeur, car, pour ces conidies, on n'a pas observé de formations analogues aux asques; pour admettre une immortalité possible, il faudrait qu'à un moment donné, tout le protoplasma d'une conidie passât, avec son noyau, dans le nouveau bourgeon.

Revenons maintenant à l'influence qu'a pu avoir chez les Champignons l'inégalité de nutrition aux divers points du filament mycélien; on peut s'expliquer d'abord assez facilement la façon dont elle a pris naissance. Supposons un organisme mycélien filamenteux dans un milieu nutritif non parcouru par des courants tendant à le maintenir constamment homogène; la croissance n'aura pas lieu ou sera très réduite dans les parties anciennes où l'aliment fait défaut; elle se localisera dans les parties terminales où l'aliment est présent et sollicite l'organe. L'accroissement terminal et centrifuge s'est ainsi substitué peu à peu et plus ou moins complètement à l'accroissement intercalaire. Ces différences dans la nutrition aux divers points des tubes mycéliens se sont traduites naturellement par une inégalité dans la composition du protoplasma et des noyaux; c'est aux extrémités des tubes en voie de croissance que se trouve en général le protoplasma le plus dense, le plus homogène, le plus sensible aux réactifs colorants; c'est là également que les noyaux sont le plus riches en chromatine et conservent le pouvoir de se diviser indéfiniment; c'est à partir de ce moment que se produit la différence entre l'appareil reproducteur et l'appareil végétatif qui va s'accroissant de plus en plus; certains noyaux, avec le protoplasma qui les contient, se séparent de la masse commune et donnent naissance

(1) Brefeld : *Botanische Untersuchungen über Hefenpilze*, Heft V, Die Brandpilze, Leipzig, 1883.

aux éléments reproducteurs. Cette distinction n'est pas sans entraîner quelques destructions partielles : c'est ainsi que, dans les Mucorinées, sous les sporanges qui renferment les spores, nous trouvons dans la columelle et le tube fructifère une assez grande quantité de noyaux accompagnés d'un peu de protoplasma, le tout destiné à disparaître. On ne peut pas dire que cette partie de l'individu meurt, parce qu'elle est d'une autre nature que le reste ; si elle pouvait, par la nutrition, réparer ses forces, elle continuerait de vivre. La preuve en est fournie par les *Achlya* et les *Saprolegnia* ; le protoplasma et les noyaux, abandonnés sous la cloison, lors de la formation du sporange, ne meurent pas ; le système végétatif fournit de nouveaux éléments qui s'ajoutent à ces derniers ; un second sporange se développe à l'intérieur du premier ou latéralement.

En général, un grand nombre d'éléments nucléaires avec le protoplasma qui les entoure se trouvent détruits dans le système mycélien d'un champignon, mais c'est toujours par un défaut de nutrition qui résulte soit de l'épuisement du milieu, soit de la disposition des organes.

Il y a aussi la *lutte pour la vie* qui s'exerce à l'intérieur de l'organisme lui-même, comme entre les espèces.

Les résultats de ce nouveau facteur sont d'autant plus importants que la différenciation est plus avancée ; ses effets sont surtout manifestes dans les Champignons à structure cloisonnée : la nutrition inégale a produit des différences dans la composition du protoplasma et celle des noyaux ; les diverses portions du corps ont acquis des énergies différentes ; elles persistent même en l'absence de la cause première qui les a provoquées : c'est ainsi que les cellules terminales peuvent, en dehors d'un milieu nutritif, conserver leurs propriétés ; elles empruntent leurs matériaux aux cellules voisines qui s'épuisent de plus en plus. Les phénomènes d'osmose expliquent ce



mouvement des substances nourricières vers les extrémités en voie de croissance ; il en résulte que, dans un système cloisonné, la vie se concentre aux extrémités des tubes, elle abandonne peu à peu les parties anciennes ; celles-ci perdent leur protoplasma ; les noyaux eux-mêmes finissent par se désagréger, après avoir cédé la plus grande partie de leur substance. La mort partielle des éléments de la plante se produit non seulement parce que ces éléments n'ont plus les aliments à leur portée ou ne peuvent plus les utiliser, mais surtout parce que leur propre protoplasma a servi à la nourriture d'autres éléments plus vigoureux ; ces derniers qui, dans la majorité des cas, occupent l'extrémité des rameaux conservent les propriétés de l'espèce et les transmettent à des spores qu'on peut distinguer en zoospores, conidies, oïdies, etc.

Nous venons de voir l'influence du mode de nutrition sur la *forme* du thalle, sur ses *dimensions*, sur sa *croissance*, sur la *destinée* de ses éléments, sur la *formation* des corpuscules reproducteurs de nature asexuelle ; mais d'où vient la sexualité ?

Le développement d'un champignon peut comporter en effet non seulement l'existence d'individus produisant des spores (sporophytes), mais aussi celle d'individus portant des gamètes (gamétophytes).

Il semble que si la nutrition eût été assurée d'une manière constante aux espèces, la sexualité n'existerait pas, du moins telle que nous la connaissons, or, tout au contraire, les individus ont à compter sur de longues périodes de jeûne, soit que le milieu dans lequel elles se trouvent se dessèche ou s'épuise ; pour parer à ce danger, le premier moyen employé a été l'enkystement. Les organismes primordiaux sont très probablement dépourvus de sexualité ; ils ne possèdent que des kystes dont la vitalité se conserve pendant des mois et des années, en l'absence de toute nourriture ; ce moyen de protection est loin d'être parfait

cependant, car, dans les kystes, ce sont des individus atteints par l'épuisement progressif du milieu, qui doivent s'arranger de manière à supporter une longue privation de nourriture : ils représentent en générale dernier terme d'une végétation languissante : ce sont de mauvaises conditions pour la conservation et le perfectionnement de l'espèce. Il n'est donc pas étonnant de constater que, dans les groupes où l'enkystement assure seul la perpétuité de l'espèce, l'évolution est lente et de très faible amplitude ; il suffit de citer les Bactériacées, Cyanophycées, Myxomycètes, etc.

Or, si nous envisageons la sexualité aux divers niveaux où elle apparaît, on voit qu'elle remplace ou supplée l'enkystement, qu'il s'agisse des Algues ou des Champignons. Avant de passer à l'état de repos, le protoplasma ne trouvant pas dans son milieu les réserves qui lui sont nécessaires pendant la période de jeûne, procède par « autophagie » ; deux individus se mangent réciproquement pour le bien commun. La sexualité est si générale, elle s'effectue dans des conditions tellement identiques chez les animaux et les végétaux, qu'elle doit avoir eu sa source dans une nécessité de premier ordre comme celle qui vient d'être indiquée ; par ses caractères, elle rappelle encore exactement les phénomènes de nutrition qui l'ont rendue nécessaire ; il y a une addition de substance, une incorporation de protoplasma par un autre. Que l'on observe la reproduction sexuelle à son début chez les Algues et chez les Champignons, on verra qu'il en est bien ainsi ; qu'il s'agisse d'un *Chlamydomonas* ou du *Polyphagus Euglenae*, deux individus entiers s'unissent en un seul pour constituer un œuf ; celui-ci sera chargé de traverser la période de jeûne au lieu et place d'un kyste ordinaire ; de plus, comme sa composition participe de deux individualités plus ou moins différentes, une large porte est ouverte à la variation (amphimixie de Weismann).

L'organisme végétal ou animal, ayant trouvé un avantage manifeste à cette « autophagie » primitive, l'a conservée ensuite à tous les niveaux de l'évolution, alors même que les besoins de la nutrition ne l'exigeaient plus aussi impérieusement ; mais elle ne s'effectue dans les espèces pluricellulaires qu'entre certaines cellules dites « cellules sexuelles » ; les individus qui les produisent sont des gamétophytes, s'il s'agit de plantes, des gamétozoaires, s'il s'agit d'animaux.

Il ne faut pas s'étonner que les phénomènes intimes de la fécondation se ressemblent complètement chez les représentants les plus élevés des deux règnes ; ils tiennent cette ressemblance de leurs ancêtres communs les Flagellés, où l'on trouve encore l'hétérogamie à côté de l'isogamie primitive.

En ce qui concerne les Champignons, les variations de l'autophagie sont beaucoup plus accentuées : cela tient à ce que l'organisme mycélien est resté d'abord sans se cloisonner dans tout le groupe des Siphomycètes ; la reproduction sexuelle s'y est essayée dans plusieurs directions, comme en témoignent les Ancylistées, les Mucorinées et les Saprolégniées. Lorsque l'organisation du Champignon s'est rapprochée de la structure cellulaire, l'impulsion primordiale était faussée ; la partie essentielle du phénomène seule persistait (1).

On pourrait faire une constatation analogue pour les Infusoires qui marquent également une déviation de la sexualité ordinaire (2).

#### B. — LA SÉRIE DES CHLOROPHYTES

Les plantes vertes, grâce à la nutrition holophytique qui s'est surajoutée à la nutrition superficielle, présen-

(1) Consulter les divers mémoires publiés sur ce sujet dans le *Botaniste* (séries III-V).

(2) Maupas : *loc. cit.*

tent dans leur évolution une supériorité très marquée sur les Champignons : elles ont fini par acquérir un type d'organisation uniforme comprenant des feuilles, une tige, une racine, des rameaux ; la différenciation de ces organes a été sous la dépendance de la fonction chlorophyllienne ; la nutrition superficielle n'a joué là qu'un rôle secondaire.

Essayons de retracer, comme nous l'avons fait pour les Champignons, les diverses phases de l'évolution des Chlorophytes, en commençant par les Algues.

### I. — *L'évolution des Algues.*

Le point de départ est à peu près le même ; les Algues se relient comme les Champignons aux Flagellés(1) ; elles débutent par des formes plus ou moins voisines de la sphère.

Les exigences de la nutrition superficielle ont réduit les mycètes de forme sphérique à un nombre relativement restreint de genres et d'espèces ; il n'en est pas de même chez les Algues : l'assimilation chlorophyllienne étant venue fournir un appoint considérable à la nutrition générale, la question du milieu nutritif est devenue secondaire ; les espèces ont pu se contenter le plus souvent de l'eau ordinaire et des quelques substances organiques et minérales qui s'y trouvent en solution ; elles se sont même développées sur le sol là où elles rencontraient une humidité suffisante.

On reste véritablement confondu lorsqu'on voit le nombre incalculable des formes qui sont dérivées de la cellule sphérique du début, lorsqu'on envisage les Chlamydomonadinées, Volvocinées, Euglénien, Palmellacées, Pleurococcacées, Desmidiées, Diatomées, etc. ; on recule devant la recherche des causes secondaires qui ont pu

(1) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les Algues inférieures* (Annales des sciences natur., Bot., t. VII).

produire de telles variations et rendre héréditaires des ornements aussi compliqués par exemple que celles qui exercent la sagacité des diatomologues.

Bornons-nous aux grandes lignes et constatons d'abord que la taille chez ces espèces n'a pu dépasser certaines limites, fixées, comme chez les Champignons, par les rapports qui existent entre la surface d'accroissement et le volume du corps dans la sphère et les formes voisines (1); ces limites sont naturellement plus larges, l'assimilation chlorophyllienne n'étant qu'indirectement atteinte par l'augmentation de volume du corps : dans ces conditions, celui-ci aurait pu grossir davantage, si l'appoint fourni par la nutrition holophytique n'avait été contrebalancé par une diminution de la nutrition superficielle.

Cette augmentation moyenne du diamètre qui a été ainsi rendue possible par la présence de la chlorophylle, se retrouve lorsque les formes cylindriques apparaissent : on peut dire que si, d'une manière générale, les filaments d'Algues ont atteint un diamètre supérieur à celui des tubes mycéliens, cela est dû à la nutrition holophytique.

Ce mode de nutrition explique naturellement aussi pourquoi la plupart des Algues ne sont pas parasites. On n'observe guère çà et là que des cas de symbiose, comme ceux qui nous sont offerts par les gonidies des Lichens, par les Zoochlorells et les Zooxanthelles qui colorent en vert ou en jaune les tissus animaux, par certaines Cyanophycées qui vivent à l'intérieur des feuilles d'*Azolla* et des racines de *Cycas*. Il est parfois difficile d'établir une limite précise entre la symbiose et le parasitisme en ce qui concerne d'autres espèces épiphytes ou endophytes, telles que les Endosphéracées (2), les *Mycoïdea*, les *Phyl-*

(1) Henneguy : *Leçons sur la cellule*, Paris, 1896, p. 267.

(2) G. Klebs : *Beitrag zur Kenntnis neiderer Algenformen* (Bot-Zeitung, 1884).

*losiphon*, *Blastophysa* (1), etc. Pour rencontrer une digestion superficielle vraiment comparable à celle des Champignons, il faut s'adresser à un groupe d'Algues perforantes, qui se développent et se ramifient à l'intérieur des coquilles marines ou fluviales; placées dans des conditions défectueuses au point de vue de la nutrition holophytique, elles reviennent à la digestion superficielle et leur thalle est en général filamenteux (2).

Les formes sphériques d'Algues ont donné naissance à des formes cylindriques et à des formes lamelleuses.

Les premières ont été produites sous l'influence des mêmes nécessités de nutrition que nous avons signalées à propos des Champignons; une distinction cependant s'impose. Dans les Champignons, la structure non cloisonnée du thalle est un caractère primitif que ces organismes tiennent de leur parenté avec les Monadinées zoosporées; la structure cloisonnée n'a fait son apparition qu'assez tard aux dépens de la première. Il en est autrement chez les Algues où les deux structures apparaissent en même temps et se développent parallèlement.

Dans les Siphonées, nous assistons à toutes les modifications possibles de la structure cylindrique continue. Avec les *Codiolum* et les *Botrydium*, nous touchons aux formes cylindriques primitives où tout le protoplasma est utilisé dans la reproduction pour la formation de zoospores asexuées ou sexuées. Avec les *Vaucheria*, nous trouvons de longs tubes simples ou ramifiés; un fragment quelconque du corps peut, comme chez les Mucorinées, dans des conditions favorables, reproduire un nouveau thalle: les zoospores sphériques avec leurs nom-

(1) J. Huber: *Contribution à la connaissance des Chætophorées épi-phytes et endophytes* (Ann. sc. nat., VII<sup>e</sup> série, Bot., t. XVI, 1892).

(2) Bornet et Flahaut: *Sur quelques plantes vivant dans le test calcaire des mollusques* (Bulletin Soc. Bot. de France, t. XXXVI, 1889).

breux cils sont l'équivalent d'un sporange tout entier. Chez les *Phyllosiphon*, le tube se ramifie dans les espaces intercellulaires des feuilles, à la manière d'un mycélium de *Peronospora*. Dans les *Bryopsis*, on se trouve en présence d'un petit arbuscule avec un système de rhizoïdes, un axe principal et des rameaux de divers ordres. Avec les *Caulerpa*, la complication est poussée beaucoup plus loin encore, le tube se différencie en un système de stolons, de rhizoïdes et de lames qui ressemblent à des feuilles. Dans les Valoniacées, on assiste à un cloisonnement de ces tubes qui s'agencent de la manière la plus variable dans les divers genres. Ce rameau des Siphonées se termine en cul-de-sac : son organisation ne se prêtait guère aux exigences de l'évolution qui tendait à la complication de l'organisme et à la localisation des fonctions.

Il est assez naturel de le comparer au groupe des Siphomycètes parmi les Champignons ; on y trouve presque partout des sporanges qui rappellent ceux des Chytridiacées et des Saprologéniacées ; malheureusement, la reproduction sexuelle n'y est pas suffisamment connue ; c'est elle qui servira à déterminer une séparation plus nette des diverses familles ; remarquons toutefois que chez les *Vaucheria* où elle a été suffisamment étudiée, ses caractères la rapprochent de celle des Péronosporées (1).

Les Algues filamenteuses cloisonnées marquent une autre tendance dans l'évolution des Algues et on peut concevoir leur origine de la manière suivante. Parmi les Algues inférieures, beaucoup, au lieu de s'allonger directement en un tube comme les *Codiolum*, *Ophiocytium*, *Sciadium*, ancêtres des Siphonées, se sont multipliées par simple

(1) Oltmanns : *Ueber die Entwicklung der Sexualorgane bei Vaucheria* (Flora, 1895, p. 388).

*bipartition* ; c'est un caractère primitif qu'elles tiennent des Flagellés ; il en est résulté des agencements différents selon les genres ; dans beaucoup de cas, les cellules sont restées groupées en amas plus ou moins considérables connus sous le nom de colonies palmelloïdes ; le thalle adulte des *Tetraspora*, par exemple, représente une très grosse colonie palmelloïde. Il est facile de comprendre que cette disposition, poussée à l'exagération, est tout aussi défavorable à la nutrition superficielle qu'à la nutrition holophytique. L'Algue a employé deux moyens principaux pour concilier son mode de multiplication avec les exigences de sa nutrition ; les cellules-filles se sont ajustées en un filament ou bien se sont disposées en membrane. Il suffit, pour le constater, de jeter un coup d'œil sur tous les rameaux qui se détachent des formes unicellulaires primitives ou les continuent (Cyanophycées, Diatomées, Conjuguées, Ulvées, Bangiacées, Confervacées, etc.) ; nous y voyons les formes cylindriques souvent associées dans le même groupe aux formes lamelleuses.

Si la forme du corps s'est rapidement et profondément modifiée sous l'influence des exigences de la nutrition, il n'en a pas été de même du mode de reproduction. Dans les organismes primordiaux, on assiste à des essais ; la multiplication par simple bipartition coexiste avec la reproduction par sporanges dans plusieurs espèces telles que les *Vampyrella*, *Monas amyli*, etc. ; mais cela dure peu et c'est, selon la direction de l'évolution, l'un ou l'autre de ces modes qui persiste et devient normal ; il se produit même une transition entre les deux : les zoospores d'un sporange pourront provenir de bipartitions successives remplaçant la division simultanée du contenu.

Dès lors, ces tendances étant une fois acquises, elles se transmettent, peu ou point modifiées, toujours reconnaissables, à travers toutes les complications de l'orga-



nisme ; elles deviennent l'un des meilleurs guides dans la recherche des affinités ; si des changements profonds s'y produisent, ce n'est que dans des conditions exceptionnelles, elles attestent une modification correspondante du milieu.

Ainsi chez les Champignons, le passage de la vie aquatique à la vie aérienne a eu pour conséquence la disparition graduelle des sporanges (Péronosporées) et leur remplacement par des conidies ; mais, tous les Champignons aquatiques possèdent la reproduction par sporanges et zoospores qu'ils tiennent de leurs ancêtres les Monadinées zoosporées.

Le mode de reproduction continue donc à rappeler l'origine d'un groupe, alors que l'organisme est plus ou moins différencié ; chez les Champignons, il indique nettement un point de départ commun pour l'embranchement tout entier.

Il en est différemment chez les Algues, et si on veut comprendre leur évolution si disparate, il faut supposer plusieurs points de contact avec les Flagellés à des niveaux différents (1). Dans les Flagellés, nous observons, avec les Monadinées zoosporées, la reproduction par sporanges à division simultanée ; d'autres Flagellés, comme les *Monas*, les *Cercomonas*, *Dimorpha*, etc., ne se reproduisent que par une série de bipartitions ; quelques-uns, comme les *Polytoma*, ont des sporanges dans lesquels le protoplasma subit des divisions successives. Ces divers modes se retrouvent dans les Algues primitives ; le dernier surtout est très répandu, montrant incontestablement que le rameau principal s'est détaché au niveau des *Polytoma* par les Chlamydomonadinées ; il s'est continué à travers les Chlorophycées, et on peut supposer,

(1) G. Klebs : *Flagellatenstudien*, I-II (Zeit. für wiss. zoologie, Bd. LV, Heft 2-3, 1892), et divers mémoires publiés par nous dans le *Botaniste*.

non sans raison, que c'est lui qui a donné naissance aux Muscinées et aux plantes supérieures. La reproduction sexuelle, il n'est pas inutile de le remarquer, existait dans ce rameau dès le point de départ avec ses caractères principaux, et l'isogamie qui s'est trouvée associée à l'hétérogamie au début, avec les Chlamydomonadinées et les Volvocinées, va persister chez les Algues pour disparaître complètement plus tard et faire place à l'hétérogamie.

Un autre rameau a eu une destinée bien différente; il s'agit des Cyanophycées; les *Monas* ou des organismes très voisins ne lui ont transmis que la propriété de diviser ses cellules par bipartition ou de les transformer en kystes; on n'y trouve aucune trace de reproduction sexuelle ou asexuelle; il se termine en cul-de-sac, peut-être parce qu'il n'a pas su arriver à former des œufs.

Nous pourrions peut-être encore essayer de chercher, par le même moyen, la raison d'être du développement des Bactériacées, des Desmidiacées, etc.; cela rentre plutôt dans le cadre d'un Traité des Algues et, il faut bien l'avouer, nos connaissances sont encore insuffisantes pour démêler cet écheveau fort embrouillé.

Contentons-nous de dégager, autant qu'il est possible, l'influence de la nutrition sur l'organisation générale.

Nous avons vu comment, chez les Champignons, l'inégalité du milieu nutritif a entraîné une inégalité d'accroissement du thalle; la croissance s'est localisée tout naturellement aux extrémités qui se trouvaient en contact avec l'aliment; elle est devenue terminale.

L'eau dans laquelle vivent les Algues constitue un milieu que l'on peut considérer comme très homogène: il est susceptible de s'appauvrir plus ou moins dans son ensemble, mais il ne peut guère varier dans sa composition aux différents points. Si la nutrition superficielle avait existé seule chez ces organismes, la croissance, d'une manière générale, serait restée intercalaire. Mais il y a

lieu de tenir compte de l'influence de la nutrition holophytique : l'assimilation chlorophyllienne varie nécessairement d'intensité selon l'épaisseur de la couche d'eau que la lumière doit traverser avant d'atteindre les cellules : les plus voisines de la surface seront privilégiées et se diviseront plus activement ; ainsi, la croissance terminale prend naissance, chez les Algues, non plus, comme chez les Champignons, par une inégalité de la nutrition superficielle, mais par une inégalité de la nutrition holophytique.

La plupart des Algues inférieures savent se soustraire aux effets d'une assimilation chlorophyllienne inégale.

Sans parler des Algues unicellulaires possédant des flagellums, il existe beaucoup d'espèces filamenteuses appartenant aux Diatomées, aux Cyanophycées, etc., qui se déplacent et se portent du côté de la lumière ; les Conjuguées peuvent monter à la surface de l'eau, grâce aux bulles d'oxygène qui les entourent et leur servent de flotteur lorsque l'assimilation chlorophyllienne est active ; il en est de même de beaucoup de Conferves : d'autres qui vivent sur le sol humide sont également à l'abri d'une nutrition holophytique inégale.

Aussi, dans toutes ces Algues, la croissance continue-t-elle à se faire à peu près de même dans tous les points ; elle est intercalaire.

Ce fait a une très grande importance comme chez les Champignons ; il entraîne une égalité de nutrition dans tout l'organisme ; si elle était complète, toutes les cellules devraient être semblables et posséder les mêmes propriétés ; de plus, il n'y aurait pas de raison pour que la mort s'introduisit, sinon accidentellement, dans le cycle du développement. Ce sont les résultats que nous constatons au moins approximativement ; toutes les cellules du thalle restent capables de fournir en se divisant un nouvel individu (Cyanophycées, Diatomées, Conjuguées,

beaucoup de Confervoidées, etc.); souvent aussi toutes les cellules d'un thalle sont aptes à se transformer en sporanges (Ulotrichées, Ulvées, etc.), ou à fournir des gamètes (Conjuguées, etc.).

La croissance terminale qui va modifier, comme chez les Champignons, si profondément tout l'organisme est due à l'inégalité de la nutrition holophytique : il est facile de le comprendre. Considérons les Algues filamenteuses qui se sont fixées dans l'eau à un support quelconque ; elles ont une tendance à se diriger du côté de la lumière ; à mesure qu'elles se rapprochent de la surface de l'eau, les cellules terminales plus favorisées que les autres par la nutrition holophytique se divisent plus activement ; la croissance terminale a fait son apparition, et dès lors l'équilibre qui subsistait à grand'peine entre les cellules se trouve détruit. Une conséquence en amène une autre ; les cellules terminales, mieux nourries, vont posséder un protoplasma plus dense que les autres ; en vertu des lois de l'osmose, il se produira vers ces cellules un courant qui sera plus ou moins actif, selon la quantité et la nature des substances osmotiques contenues dans le protoplasma et aussi la perméabilité et la structure des cloisons de séparation. La *lutte pour la vie* est entrée au sein des tissus ; ce sont les cellules les plus vigoureuses qui auront raison des autres, et cela en vertu de simples lois physiques. C'est là l'origine de la différenciation des tissus ; elle devient de plus en plus marquée à mesure que l'organisme se complique. On peut prévoir dès ce moment que beaucoup de cellules vont s'épuiser, devenir incapables de divisions ultérieures, perdre leur protoplasma et leurs noyaux ; une séparation se produira entre les cellules reproductrices et les cellules végétatives ; les sporanges et les autres appareils reproducteurs auront une tendance à se localiser dans les parties terminales du thalle.

N'est-ce pas ce qu'on observe en réalité? Le phénomène commence à se manifester dans les Chætophoracées et les Cladophorées d'une manière très nette; il ne fait que s'accroître par la suite.

L'inégalité de la nutrition devient en effet de plus en plus grande. Les exigences de la digestion superficielle ont condamné les Champignons à se contenter de la forme filamenteuse; l'assimilation chlorophyllienne n'a pas imposé de ces nécessités; elle peut se produire à travers plusieurs épaisseurs de cellules; aussi l'Algue a-t-elle pu grouper ses filaments en faisceaux et, d'autre part, constituer des expansions membraneuses à plusieurs assises de cellules; c'est ainsi que, parmi les Algues supérieures, nous trouvons des thalles qui s'allongent en cordon ou en lame et d'autres qui se dressent en arbuscules avec des axes de divers degrés et des expansions foliacées. Les assises superficielles sont toujours restées naturellement les plus favorisées pour la nutrition; il est même arrivé ceci, c'est que les cellules les plus profondes n'arrivant plus dans quelques cas à profiter de l'assimilation chlorophyllienne, se sont dispensées de produire de la chlorophylle; elles sont revenues à l'état incolore; elles doivent dans ce cas constituer pour l'organisme des sortes de cellules parasites. L'Algue, il est vrai, les utilise fréquemment à titre d'éléments de soutien ou d'éléments conducteurs (1).

Avec ces différences dans la nutrition de chaque cellule et la spécialisation des fonctions qui en résulte, nous sommes loin des Algues filamenteuses ou membraneuses, dans lesquelles chaque cellule est capable de donner naissance à un nouvel individu; la nécessité des destructions partielles ou totales s'impose, et la mort étend

(1) Wille: *Beitrage zur Entwicklungsgeschichte der physiologischen Gewebesysteme bei einigen Florideen*, Halle, 1887.

son action sur un large domaine dont les limites ne peuvent pas encore être fixées avec certitude. Nous n'avons pas, du moins à notre connaissance, de renseignements sur les résultats que pourraient fournir, par exemple, dans ce groupe, le greffage et le bouturage, appliqués aux espèces les plus différenciées. Au point de vue théorique, ces sortes d'études présenteraient pourtant de l'intérêt.

En résumé, l'évolution des Algues a été intimement liée, comme celle des Champignons, au mode de nutrition ; nous avons essayé de faire ressortir la part prépondérante de la nutrition holophytique dans cette évolution.

## II. — *L'évolution des Cormophytes.*

L'habitat aquatique rend inutile une localisation de la nutrition superficielle et de la nutrition holophytique sur des organes spéciaux ; aussi, chez les Algues, même les plus élevées en organisation, les deux modes de nutrition restent-ils confondus ; on trouve bien à la vérité ça et là dans les différents groupes des rhizoïdes ou crampons ; mais on doit les considérer en général plutôt comme des organes de fixation que comme des organes d'absorption.

Lorsque l'organisme végétal prend possession de la terre ferme, il se produit une adaptation à ce nouveau milieu qui entraîne la formation de la plante feuillée ; la nutrition superficielle ne peut s'exercer en effet que dans le sol ; la nutrition holophytique ne peut agir que dans l'air : ainsi se trouve amenée une localisation de ces deux modes de nutrition qui a eu pour résultat la différenciation des divers organes des Cormophytes, c'est-à-dire des feuilles, tiges, rameaux, racines, poils absorbants.

Les Cormophytes inférieurs sont représentés par les Muscinées et les Cryptogames vasculaires : on admet que les Algues ont donné naissance aux Muscinées ; ces der-

nières à leur tour se continueraient par les Cryptogames vasculaires.

Nous comprenons la filiation d'une autre manière : les Muscinées et les Cryptogames vasculaires sont deux groupes qui ont un point de départ commun parmi les Algues ; ils représentent deux rameaux différents de l'évolution.

Il est très important, pour élucider cette question capitale, de pouvoir connaître au moins approximativement les caractères des algues sur lesquelles s'est effectuée l'adaptation à la vie aérienne et terrestre.

La transformation ne semble avoir porté que sur un type unique ; les Muscinées et les Filicinées se reproduisent au moyen d'archégones et d'antheridies, qui présentent dans tous les genres une ressemblance telle qu'elle implique une communauté d'origine.

Nous allons chercher à préciser s'il se peut le point de départ des Cormophytes parmi les Algues ; comme toujours en pareil cas, c'est la reproduction sexuelle qui fournit le meilleur critérium.

Dans l'application de ce caractère, on se trouve en présence de deux opinions différentes.

Les uns, avec Van Tieghem, considèrent les Floridées comme les ancêtres des Mousses et des Hépatiques : ils appuient cette conclusion sur le mode de germination de l'œuf qui fournit un sporogone dans l'un et l'autre groupe. Les Floridées, dit Van Tieghem, nous mènent directement aux Muscinées. « Seules, en effet, parmi les Thallophytes, elles développent leur œuf sur la plante mère et à ses dépens, en un embryon sporifère dont les spores engendrent ensuite autant de thalles nouveaux. Le développement de la plante y est coupé en deux tronçons : un petit tronçon sur la plante-mère à partir de l'œuf jusqu'aux spores, et un grand tronçon dans le milieu extérieur à partir des spores jusqu'à l'état adulte et aux œufs

nouveaux. Or, c'est précisément ce mode de développement qui est le caractère le plus général des Muscinées (1).

D'autres savants tels que Franck (2), Wille (3), Klebs (4), etc., font dériver, les Muscinées des Chlorophycées, au voisinage des *Coleochaete*.

Cette dernière opinion est, à notre avis, la seule admissible pour les raisons suivantes. Les Floridées ne sont pas en effet les seules Algues qui possèdent des sporogones ; chaque fois que l'œuf, au lieu de donner directement un nouveau thalle, le fait par l'intermédiaire de zoospores, on peut dire qu'il existe un sporogone : c'est ainsi que l'œuf de l'*Ulothrix zonata* germe en un embryon sporifère ; les cas analogues sont nombreux ; il suffit de citer encore les *Coleochaete*. L'existence d'un sporogone, au lieu d'être un caractère de haute différenciation, acquis dans la suite des temps, est au contraire un caractère primitif qui existe déjà dans les organismes inférieurs et n'a fait que se perfectionner. On ne saurait donc s'appuyer sur lui pour soutenir la parenté des Muscinées et des Floridées, puisque beaucoup de Chlorophycées le possèdent au même titre. Il faut bien reconnaître également que rien par ailleurs ne vient confirmer ce rapprochement. Les Floridées ont un pigment rouge spécial dont les Muscinées sont dépourvues ; elles ont un trichogyne et des anthérozoïdes immobiles ; les Muscinées possèdent un archégone et des anthérozoïdes mobiles. Cette dernière différence a une grande valeur ; en effet, si l'on peut admettre à la rigueur que les anthérozoïdes des Floridées ont possédé autrefois des flagel-

(1) Van Tieghem : *Traité de Botanique*, 2<sup>e</sup> édition, p. 1325.

(2) Franck : *Lehrbuch der Botanik*, vol. II, p. 86.

(3) Engler et Prantl : *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, Leipzig, 1891, *Chlorophyceæ*.

(4) Klebs : *Flagellatenstudien*, loc. cit.



lums, on s'explique déjà difficilement pourquoi ils les ont perdus ; mais il serait encore beaucoup plus difficile de comprendre pourquoi ils les auraient recouvrés chez les Muscinées. L'exemple des Champignons et des Phanérogames est là qui nous prouve que l'habitat terrestre a eu pour résultat de faire disparaître peu à peu les organes locomoteurs !

Ce n'est pas le lieu de discuter ici les affinités encore très obscures des Floridiées : il nous suffit d'avoir constaté qu'elle n'ont aucun lien sérieux de parenté avec les Muscinées.

Les Muscinées se rattachent aux Chlorophycées, et c'est avec la famille actuelle des *Coleochaete* qu'elles présentent le plus d'affinités. Dans cette famille, l'oosphère arrive à être protégée par des cellules de revêtement comme dans un archégone ; les anthérozoïdes ont deux cils comme chez les Muscinées. D'autre part, on ne peut comparer le sporogone d'un *Coleochaete* à celui d'un *Riccia* par exemple, sans y trouver une analogie frappante. Enfin, si nous considérons le protonéma des Mousses et des Hépatiques, nous trouvons de nouvelles raisons de rapprochement ; ce protonéma est filamenteux, membraneux ou massif ; chez les *Sphagnum*, il est filamenteux dans l'eau, membraneux sur le sol humide ; or, chez les *Coleochaete*, le thalle se présente, selon les espèces, sous la forme filamenteuse ou sous la forme lamelleuse.

Il n'y a donc pas de difficulté à admettre que les Muscinées dérivent des Chlorophycées ; leurs ancêtres avaient une organisation voisine de celle qui est encore présente chez les *Coleochaete*.

Il s'agit maintenant d'établir les affinités des Ptéridophytes.

Cet embranchement, selon l'opinion générale, a pris naissance aux dépens des Muscinées, par une différenciation du sporogone ; on en donne la raison suivante.

Dans les Muscinées, les organes sexuels sont portés par le thalle ou la tige feuillée, alors que, chez les Fougères, ces mêmes organes se trouvent sur le prothalle ; ces deux formations sont donc équivalentes, malgré les différences morphologiques qu'elles peuvent présenter. La même comparaison conduit à comparer le sporogone des Mousses produisant les spores à la tige feuillée des Fougères, sur laquelle a lieu également la formation des spores. Ce raisonnement paraît inattaquable, et on n'hésite pas à en adopter toutes les conséquences. C'est ainsi que l'on arrive à considérer comme ancêtres des Ptéridophytes, les Hépatiques qui, comme les *Anthoceros*, présentent le sporogone le plus différencié ; on admet que l'évolution a agi sur un sporogone aussi simple que celui des *Riccia* et même des *Coleochaete* pour en faire progressivement un appareil végétatif tel que celui d'une Fougère arborescente. Quelques-uns vont jusqu'à penser que « l'appareil végétatif secondaire ou sporogonien, né d'une adaptation nouvelle, n'était point contenu dans son essor par les forces façonnatrices de l'hérédité et pouvait, en se prêtant à toutes les sollicitations d'un milieu spécial, réaliser des différences physiologiques et morphologiques dont l'organisme prothallien déjà vieilli et plus étroitement fixé, n'était plus capable » (1).

Malgré tout, on sent bien que cette explication qui consiste à faire dériver la génération agame des Ptéridophytes du sporogone des Mousses manque de vraisemblance ; mais, au lieu de chercher à la remplacer par une autre, on essaie de la fortifier par de nouvelles observations. Dans cet ordre d'idées, L.-A. Gayet, ayant réussi à faire vivre d'une vie indépendante le sporogone de deux mousses très anciennes, *Andrea* et *Archidium*, dans des milieux

(1) Saprota et Marion : *L'évolution du règne végétal, Phanérogames*, p. 195.

nutritifs, pense avoir ainsi détruit le plus grand argument que l'on ait fait valoir contre l'homologie d'un sporogone et d'une Fougère feuillée (1). Ce résultat, quel que soit son intérêt, ne peut avoir la signification que lui attribue l'auteur; il suffit de remarquer que le sporogone des *Coleochaete* peut, lui aussi, vivre d'une vie indépendante et former ses spores.

Le problème nous semble avoir été jusqu'ici mal posé; pour comprendre les affinités des Mousses et celles des Fougères, il faut se reporter au développement des Algues et des Champignons: nous y trouvons des thalles portant les sporanges et d'autres qui portent les gamètes; les premiers sont des sporophytes, les seconds des gamétophytes; il y a même souvent des thalles mixtes, des sporogamétophytes.

Dans une même espèce, les sporophytes et les gamétophytes ne sont pas nécessairement absolument semblables comme forme et comme structure; les gamétophytes eux-mêmes sont hermaphrodites ou unisexués et, dans ce dernier cas, les thalles mâles ne ressemblent pas toujours aux thalles femelles.

Essayons de fixer les idées au moyen de quelques exemples. Dans les organismes unicellulaires, comme les Chlamydomonadinées, sporophytes et gamétophytes se ressemblent: ce sont, en effet, des cellules d'aspect à peu près identique qui donnent les unes des zoospores, les autres des gamètes. Dans un champignon, le *Polyphagus Euglenae*, les sporophytes n'offrent rien de particulier; mais les gamétophytes sont de deux sortes ♂ et ♀. Chez une algue, le *Botrydium granulatum*, les sporophytes se distinguent aussi des gamétophytes.

Remarquons, dès maintenant, une différence dans le

(1) L.-A. Gayet: *Recherches sur le développement de l'archégone chez les Muscinées*, Paris, 1897, p. 246.

mode de germination de l'œuf sur laquelle nous aurons à insister : dans le *Botrydium*, l'œuf germe en un sporophyte ; dans le *Polyphagus Euglenae*, il germe en un sporange. Cette différence n'a eu tout d'abord aucune importance ; on retrouve, côte à côte, dans des genres voisins, les deux modes de germination ; l'œuf de l'*Ulothrix* germe en sporange alors que, dans d'autres conferves, il donne directement naissance à un filament végétatif, sporophyte ou gamétophyte.

A mesure que l'évolution progresse chez les Algues et les Champignons, le mode de germination de l'œuf se caractérise pour chaque groupe : chez les Péronosporées, on trouve encore des oospores pouvant germer indifféremment en sporange ou en sporophyte. Mais, chez les Ascomycètes et chez les Basidiomycètes, l'œuf ne donne pas naissance directement à un thalle : il produit un sporogone.

Le terme général de sporogone s'appliquant à la production de spores asexuelles par l'œuf, sans l'intermédiaire du sporophyte de l'espèce, est commode, parce qu'il s'applique non seulement aux sporanges, mais aux appareils conidiens.

Dans les Algues, le mode de germination n'est pas suffisamment connu partout ; on peut dire cependant que l'œuf des *Edogonium* et celui des *Coleochaete* germe en un sporogone ; qu'il en est de même chez les Floridées, alors que, dans beaucoup de Phéophycées, les oospores produisent directement soit des sporophytes, soit parfois uniquement des gamétophytes comme chez les Fucacées.

Le développement que nous pourrions considérer comme complet comprend :

- 1° Le sporophyte portant les sporanges et les spores ;
- 2° Les gamétophytes hermaphrodites ou unisexués portant les gamétanges et les gamètes ;
- 3° L'œuf germant en un sporogone donnant des spores.

Les réductions qui se produisent chez les Algues dans

ce développement n'ont d'abord qu'une importance secondaire dans les classifications. Le *Sphæroplea annulina* n'a pas de sporophytes : les spores asexuelles proviennent de la germination de l'œuf en un sporogone. Les *Briopsis* ne possèdent également que des gamétophytes ; on ignore comment germent les oospores. Les *Vaucheria* n'ont pas de sporogone ; il en est de même des *Botrydium* qui ont des sporophytes et des gamétophytes. Les *Acetabularia* ne possèdent ni sporophytes, ni sporogones ; les gamétophytes donnent des gamétanges qui deviennent libres avant de former les gamètes ; les oospores fournissent directement une nouvelle plante.

La reproduction asexuelle se fait donc indifféremment par des sporophytes ou des sporogones ; ils peuvent coexister ou se suppléer l'un l'autre : c'est ce qu'il importe de remarquer lorsqu'on envisage la parenté des Mousses et des Fougères.

Nous savons, en effet, que ce sont des Algues voisines des *Coleochaete* qui se sont adaptées à la vie terrestre ; or, les *Coleochaete* comprennent dans leur développement des sporophytes, des gamétophytes qui peuvent être hermaphrodites ou unisexués et des sporogones ; si l'adaptation à la vie nouvelle s'était étendue à tous ces appareils indifféremment, nous aurions eu, dans toutes les plantes terrestres, une alternance de générations assez compliquée ; mais des réductions se sont produites, analogues à celles dont nous venons de constater un peu partout l'existence chez les Algues ; ces réductions ont acquis un tel caractère de fixité qu'elles prennent une valeur dominante en classification.

*Les Muscinées ont supprimé les sporophytes, ne gardant pour leur reproduction asexuelle que le sporogone.*

*Les Cryptogames vasculaires ont conservé les sporophytes pour leur reproduction asexuelle et ils ont supprimé les sporogones.*

Les gamétophytes, dans l'un et l'autre de ces groupes, sont restés tantôt hermaphrodites, tantôt unisexués.

Cette interprétation qui, à notre connaissance, est formulée ici pour la première fois, semble bien répondre à la réalité des faits.

1° Dans l'opinion actuellement régnante, on est forcé de comparer un appareil de fructification, le sporogone, si peu différencié soit-il, à la Fougère feuillée ; dans la nôtre, la tige des Ptéridophytes résulte d'une différenciation d'un thalle, c'est-à-dire d'un appareil végétatif. Au lieu d'avoir recours à l'exception, nous rentrons dans la règle générale, car partout nous voyons que la différenciation a porté, dans la constitution des nouveaux individus, sur le thalle, ce qui est tout naturel puisque c'est lui qui, par le fait même de sa végétation, subit les influences favorables ou défavorables à sa nutrition et à sa vie.

2° Dans l'opinion régnante, on doit s'attendre à trouver de nombreuses transitions entre l'appareil sporogonien des Muscinées et le système végétatif des Fougères : or, tout au contraire, il existe entre les deux groupes une « séparation tranchée dont rien n'est venu jusqu'à présent diminuer la profondeur (1) ». Il n'y a pourtant aucune raison apparente d'une semblable anomalie. Avec l'interprétation que nous proposons, cette séparation tranchée se déduit naturellement des faits : on la voudrait même encore plus complète. Si le sporogone, en effet, était resté partout rudimentaire, comme chez les *Riccia*, les *Andrea*, les *Archidium*, il ne serait probablement venu que difficilement à l'idée de penser que « toute l'histoire de l'évolution végétale semble intimement liée aux destinées de cet appareil sporogonien (2) ».

3° Dans l'opinion régnante, on se préoccupe peu des

(1) Van Tieghem : *loc. cit.*, p. 4363.

(2) Marion et Saporta : *loc. cit.*, p. 491.

Mousses fossiles : son adoption entraîne pourtant la nécessité d'un abondant développement de Muscinées dès les époques les plus reculées ; or, celles que l'on a rencontrées jusqu'ici sont tertiaires et elles se réduisent à quelques espèces et quelques genres (1). Il est pourtant difficile de comprendre pourquoi leurs empreintes ont partout disparu, alors que l'on retrouve en quantité considérable des traces de feuilles et de fructifications de Fougères dès l'époque primaire.

Notre interprétation fait disparaître en partie cette difficulté ; les deux groupes ont eu une origine commune ; ils se sont développés parallèlement ; les Muscinées n'ont varié que très lentement, : leurs représentants sont peu nombreux, et ils ont pu passer inaperçus. Ce n'est qu'à notre époque qu'ils atteignent leur épanouissement complet. Nous verrons plus loin pourquoi les Muscinées ont évolué si lentement, alors que les Ptéridophytes se différenciaient si rapidement et se continuaient par les Gymnospermes et les Angiospermes.

On pourrait même, à la rigueur, aller jusqu'à admettre, s'il était nécessaire, que les Briophytes se sont différenciés postérieurement aux Ptéridophytes : la communauté d'origine n'est pas un obstacle à cette hypothèse, puisque nous sommes forcés de reconnaître, en tout état de cause, la persistance aux époques géologiques de représentants du type ancestral voisins des *Coleochaete*.

On pourrait encore citer un certain nombre de faits qui s'accordent mieux avec un développement parallèle qu'avec un développement consécutif des deux groupes : différences dans la structure des anthérozoïdes, dans la morphologie et la structure de l'appareil sporangial et de l'appareil anthéridien. Pour ne parler que des anthérozoïdes, on peut faire remarquer que les Briophytes pos-

(1) Schimper : *Traité de paléontologie végétale*, I, p. 240, 1869.

sèdent des anthérozoïdes à deux cils, alors que les anthérozoïdes des Ptéridophytes en ont un grand nombre. Il est évidemment plus naturel de reporter l'origine de cette différence aux stades ancestraux confervoïdes, où ces variations étaient fréquentes, que de la supposer apparaissant précisément au moment de l'évolution d'une Muscinée en Cryptogame vasculaire.

Nous ignorons comment ces idées nouvelles seront accueillies des naturalistes. A une hypothèse invraisemblable, donnée cependant comme la seule admissible (1), nous en substituons une autre qui nous semble meilleure : comme cette interprétation touche à des questions capitales en évolution, nous espérons qu'elle aura tout au moins les honneurs de la discussion.

La situation nouvelle en face de l'évolution est celle-ci.

Nous admettons que les Muscinées et les Cryptogames vasculaires ont eu, parmi les Algues, un ancêtre commun qui leur a légué les principaux caractères de leur reproduction sexuelle et asexuelle ; la différenciation a porté en grande partie sur l'appareil végétatif qui a dû s'adapter à des conditions nouvelles d'existence lorsque le milieu aquatique s'est trouvé progressivement remplacé par un autre milieu. Cet appareil végétatif comprenait des sporophytes et des gamétophytes : ils étaient sans doute, comme dans la plupart des autres algues, peu différents comme aspect et comme structure.

On n'aura pas lieu ainsi d'être surpris de voir le gamétophyte des Muscinées se différencier dans le même

(1) Nor can there be any doubt that in the Ferns the sexual generation is the older ; the second arose by progressive phylogenetic differentiation of the product of the sexual act after the first had become sexually differentiated and hence its double number of chromosomes. *Strasburger. The periodic reduction of the number of the chromosomes in the life-history of living organisms* (Annals of Botany, vol. VIII, 1894, p. 295).



sens que le sporophyte des Cryptogames vasculaires ; ils ont évolué sous l'empire des mêmes conditions de milieu et en vue de satisfaire à des nécessités identiques d'organisation ; il ne faudra pas s'étonner davantage si les gamétophytes ou prothalles des Cryptogames vasculaires en sont restés à leur état primitif ; il y avait à cela des raisons que nous verrons plus loin.

Si nous reprenons maintenant l'étude de l'évolution du système végétatif dans ses rapports avec la nutrition, nous aurons à la suivre d'une part dans les gamétophytes des Muscinées, d'autre part dans les sporophytes des Cryptogames vasculaires.

Le thalle ancestral, qui nous sert de point de départ dans l'un et l'autre cas, est filamenteux ou membraneux : nous savons par l'exemple des *Coleochaete* que ces deux formes sont voisines et peuvent procéder l'une de l'autre.

Chez l'algue la nutrition superficielle et la nutrition holophytique, s'exerçant dans l'eau, sont restées plus ou moins confondues : déjà, dans le *Botrydium*, qui se développe sur la terre des fossés, on constate un essai de localisation dû au changement de milieu : il y a un système de rhizoïdes qui se ramifient dans le sol et sont chargés de la nutrition superficielle devenue impossible dans la partie aérienne du thalle.

Dans les plantes qu'il nous reste à étudier, la nutrition superficielle se trouve, pour les mêmes raisons, séparée de la nutrition holophytique : les organes de digestion et d'absorption ont à remplir les mêmes conditions que ceux des Champignons : aussi ont-ils la forme cylindrique. Mais, tandis que chez les Champignons l'augmentation de la surface absorbante a été obtenue par un allongement et une ramification de l'organe, ici, elle a été acquise par un procédé différent et beaucoup plus parfait ; cet organe, qui n'est autre chose que le poil absorbant, se renouvelle constamment ; à mesure que les poils absor-

bants disparaissent, usés par l'activité fonctionnelle, ils sont remplacés par d'autres.

La nutrition superficielle chez les Champignons a déterminé la forme du corps et sa structure ; ici, dans les Chlorophytes, elle n'a produit que le poil absorbant qui a conservé partout ses mêmes caractères généraux ; le rôle important dans l'édification de l'organisme était réservé à la nutrition holophytique : c'est pour répondre aux nécessités de cette dernière que la plante s'est constituée suivant un type général comprenant feuilles, tiges et rameaux.

La substance verte ou chlorophylle est fixée sur des corpuscules spéciaux, les chloroleucites qui se trouvent dans les cellules ; la nutrition holophytique se produit en raison directe de leur nombre et de leur importance ; mais il faut naturellement que la lumière puisse parvenir jusqu'à eux. Dans ces conditions, la plante a tout avantage à s'étendre en surface, tout en conservant une épaisseur moyenne : de là, l'existence des thalles membraneux.

Ce mode de perfectionnement a cependant des inconvénients qui ont empêché l'évolution de s'engager plus avant dans cette voie : le thalle membraneux ne peut croître indéfiniment sans rencontrer bientôt des obstacles qui lui barrent la route : il lui faut trop d'espace ; de plus, il devient fragile ; lorsque ses parties les plus âgées se détruiront, usées par l'activité fonctionnelle, il se trouvera déchiré, fragmenté ; enfin, ce thalle ne peut guère que s'étendre sur le sol, au lieu de s'élever dans l'air qui est pourtant son véritable champ d'action.

Aussi, n'est-il pas étonnant de voir la plante chercher à obtenir d'autre manière l'augmentation de sa surface d'assimilation : dans cette transformation, elle ne crée pas les organes de toutes pièces : elle les fait dériver d'organes existants. Elle découpe son thalle en lanières ; ces lanières seront les feuilles : celles-ci restent réunies entre

elles par des parties communes qui deviennent les axes, c'est-à-dire la tige et les rameaux. De cette façon, les feuilles vont pouvoir se superposer dans l'espace en verticilles plus ou moins serrés ; la surface verte utile s'augmente indéfiniment sans amener, comme conséquence nécessaire, un développement exagéré de l'organisme.

Le gamétophyte des Muscinées nous montre tous ces stades successifs de l'évolution de la plante : on trouve en effet, dans ce groupe, des espèces à thalle membraneux, des espèces à thalle feuillé et des espèces à tige feuillée ; à cette preuve s'en ajoute une autre.

Dans les Muscinées feuillées, le gamétophyte, provenant de la germination de la spore, passe par la forme filamenteuse et par la forme lamelleuse (protonèmes) avant d'arriver à donner une tige et des feuilles (*Tetraphis*) ; la différence entre les deux sortes de protonèmes a si peu de valeur que, chez les *Sphagnum*, la spore germe dans l'eau en un filament, alors que, sur un support solide, elle donne naissance à une large expansion membraneuse ; cette ontogenèse du gamétophyte nous renseigne ainsi sur les divers stades de l'évolution des Mousses, c'est-à-dire sur leur phylogenèse.

Le sporophyte ancestral des Cryptogames vasculaires qui, dans notre opinion, avait une structure analogue à celle du gamétophyte des Muscinées, s'est développé, comme ce dernier, en tige feuillée sous l'influence de la nutrition holophytique ; mais, dans son ontogenèse, les stades ancestraux ont disparu.

Cela n'a rien qui puisse nous surprendre, puisque, même chez les Mousses, le stade de protonème membraneux manque souvent ; d'ailleurs, le fait que le gamétophyte des Cryptogames vasculaires est encore lamellaire, nous indique clairement qu'il en était autrefois de même du sporophyte ; si la forme ancestrale de ce dernier a disparu complètement, c'est probablement parce qu'il se

développe sur un prothalle ; une superposition de deux organes de nature semblable était non seulement inutile, mais nuisible : de là une disparition dans l'ontogenèse des stades intermédiaires. Peut-être doit-on chercher dans une raison de cette nature la cause qui a empêché le gamétophyte des Cryptogames vasculaires de dépasser lui-même le stade ancestral. D'autres considérations peuvent être mises en avant.

Dans les Cormophytes, le sporophyte et le sporogone sont produits par l'œuf ; les gamétophytes proviennent de spores : cette différence d'origine va servir à expliquer l'évolution différente de ces appareils.

Constatons d'abord que le noyau de la cellule n'a pas la même structure dans les sporophytes et les gamétophytes ; si, dans les premiers, le nombre des chromosomes est  $2n$ , ce nombre se trouve réduit à  $n$  dans les gamétophytes ; le sporogone des Muscinées se comporte à cet égard comme le sporophyte des autres plantes. Ce résultat, très important, n'a peut-être pas encore été étendu à un assez grand nombre d'espèces ; on peut toutefois le considérer comme général, à la suite de travaux dont les principaux sont ceux de Farmer (1) pour les Hépatiques, de Strasburger (2) et Rosen (3) pour les Ptéridophytes, d'Overton (4) pour les Gymnospermes, de Guignard (5) pour les Angiospermes. Il n'y a pas lieu, pour

(1) Bretland Farmer : *Studies in Hepaticæ* (Annals of Botany, vol. VIII, 1894). — *On Spore formation and nuclear division in the Hepaticæ* (Id., vol. IX, 1895).

(2) Strasburger : *Ueber periodische Reduktion der chromosomenzahl in der Ent. der organismen* (Biol. Centrabl., 1894).

(3) Rosen : *Kerne und Kern korperchen in meristematischen und sporogenen Geweben* (Cohn's Beitrage, Bd. VII).

(4) Overton : *Ueber die Reduktion der chromosomen in den Kernen der Pflanzen* (Viertel jahrsschr. d. naturf. Ges. in Zurich, 1893, Bd. 38).

(5) Guignard : *Nouvelles études sur la fécondation* (Ann. sc. natur. Bot., Série VII, T. 14).

l'instant, de tenir compte des exceptions à cette règle qui ont été constatées çà et là soit dans les gamétophytes, soit dans les sporophytes ; on peut admettre en effet, avec Strasburger, que toutes les cellules dans lesquelles des variations du nombre normal de chromosomes ont été observées, sont des cellules qui ont perdu leur aptitude à la reproduction (1).

La réduction chromatique se produit dans les sporanges ; le noyau de chaque cellule-mère ne montre au début de la prophase que  $n$  chromosomes, au lieu de  $2n$  qu'il avait avant son passage à l'état de repos, c'est-à-dire à la précédente anaphase ; cette réduction ne peut être attribuée qu'à la réunion par couples des chromosomes du noyau de la cellule-mère. Cette cellule-mère donne naissance, par deux bipartitions successives, à quatre spores ; les deux divisions du noyau se font sans *intervalle de repos*, de telle sorte que la quantité de nucléine du noyau de la spore est la moitié de celle que contient un noyau ordinaire (2).

Ainsi, la réduction du nombre des chromosomes est due à la réunion par couples des chromosomes du noyau de la cellule-mère, et la réduction de la nucléine est due aux deux bipartitions successives de ce même noyau.

Le résultat est que, dans chaque spore, le noyau ne représente que la moitié du noyau des sporophytes ; cette structure se continue dans toutes les cellules des gamétophytes jusqu'aux anthérozoides et aux oosphères ; la fusion de ces deux éléments sexuels reproduit dans l'œuf la structure d'une cellule de sporophyte avec  $2n$  chromosomes à son noyau.

(1) Strasburger : *The periodic Reduction of number of the chromosomes in the life-history of living organisms* (Annals of Botany, T.VIII, 1894).

(2) Des modifications à ce procédé général se sont produites dans le courant de l'évolution, principalement en ce qui concerne la formation des macrospores.

Sans rechercher pour l'instant la cause qui a pu produire cette différence de structure des noyaux, il est évident qu'on n'a pas lieu d'être étonné de voir les gamétophytes se comporter autrement que les sporophytes vis-à-vis de l'évolution, puisque l'élément cellulaire est chez eux de nature différente.

Chacun de ces appareils a évolué pour son propre compte : il a emmagasiné séparément les nouvelles tendances acquises, les nouveaux caractères fixés. Tout se passe comme s'il s'agissait réellement de plusieurs lignées ne présentant entre elles que des relations d'adaptation réciproque, comme celles qui existent entre l'hôte et son parasite ; chacune de ces individualités, sporophyte ou gamétophyte, a été affectée séparément par les facteurs de l'évolution, et l'hérédité lui a conservé les caractères acquis. Cette situation de l'hérédité, en face des phénomènes de génération alternante, n'offre nulle part une aussi grande netteté. On est amené presque fatalement à adopter, faute de mieux, l'opinion de Weismann qui attribue à chaque cellule des plasmas différents, celui de la forme asexuée et celui de la forme sexuée : l'un agit pendant que l'autre est inactif.

Les différences entre sporophytes et gamétophytes d'une même plante sont considérables, surtout lorsqu'il s'agit des plantes phanérogames ; ces appareils n'ont point été influencés de la même manière par l'évolution : ils ne présentaient pas une égale sensibilité aux causes de variation.

On peut constater que les gamétophytes ♂ et ♀ ont peu varié : ils sont encore voisins de l'état ancestral, ayant acquis peu de caractères nouveaux. Le contraire a eu lieu pour les sporophytes : ceux-ci se sont modifiés à l'infini : on n'y reconnaît plus le stade ancestral même pendant l'ontogenèse.

Pour que l'évolution de ces appareils ait présenté des

caractères aussi dissemblables, il ne suffit pas d'invoquer la structure particulière des noyaux résultant de la réduction chromatique, il faut chercher une cause plus puissante de variation. Nous n'en voyons pas d'autre que celle qui préside à leur naissance ; les uns proviennent de spores, les autres d'œufs.

Les sporophytes et les gamétophytes, ayant emmagasiné séparément les caractères nouveaux acquis par adaptation, on peut raisonner comme s'il s'agissait d'individus se reproduisant exclusivement les uns par reproduction agame, les autres par reproduction sexuelle.

On s'accorde assez généralement pour n'attribuer à la reproduction asexuelle aucune influence sur la variation ; mais elle ne l'exclut pas, ainsi que Weismann l'a cru un moment ; les variations qui se produisent sont dues à l'adaptation ; elles peuvent être héréditaires.

Le rôle de la reproduction sexuelle dans la variation est l'objet d'interprétations très différentes : Weismann a d'abord considéré l'amphimixie comme la cause unique de toute variation ; mais il est revenu, dans ses derniers travaux, à une opinion moins intransigeante ; il se borne à y voir une cause *active et puissante* de variation (1) ; la reproduction sexuelle donne naissance à de nombreuses conformations individuelles différentes, aux dépens desquelles la sélection forme de nouvelles espèces. Ce n'est pas l'opinion d'Hertwig, qui dit qu'à son avis « la reproduction sexuelle agit sur la formation des espèces en sens contraire à ce que pense Weismann. Elle égalise, elle atténue constamment les différences qui sont produites par l'action des facteurs extérieurs chez les individus d'une même espèce ; elle crée des formes moyennes ;

(1) Consulter Y. Delage : *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité*, Paris, 1895, p. 283-284, 694, 798.

elle tend précisément à rendre l'espèce plus homogène et à lui conserver son caractère particulier (1). »

L'évolution des Cormophytes, telle que nous la comprenons, semble confirmer les vues de Weismann sur l'importance du rôle de l'amphimixie dans la variation.

Nous voyons, en effet, les sporophytes qui proviennent de la germination d'un œuf, évoluer beaucoup plus rapidement que les gamétophytes qui prennent naissance aux dépens d'une spore.

C'est ainsi que le sporophyte des Cryptogames vasculaires avait réussi, dès l'époque primaire, à former des appareils végétatifs très compliqués comme forme et comme structure : les transformations se sont continuées, variées et nombreuses, jusqu'à nos jours, donnant naissance d'abord aux Gymnospermes, puis aux Angiospermes.

Si le sporogone des Muscinées qui doit également son origine à la reproduction sexuelle, représentait réellement un sporophyte, il se serait modifié beaucoup plus rapidement que le gamétophyte de ces mêmes plantes, au lieu d'acquérir un type uniforme représenté par la capsule et son pédicelle. En admettant avec nous qu'il est l'équivalent du sporogone des Algues, on rentre dans la règle générale, car, pour un organe de cette nature, il a subi des différenciations très remarquables et de grande amplitude.

Les gamétophytes ne se sont modifiés que lentement ; nous avons à considérer ceux des Muscinées et ceux des Cryptogames vasculaires. Ayant un même point de départ, ils auraient dû évoluer dans le même sens s'ils s'étaient trouvés dans des conditions identiques par rapport aux causes externes de variation. Nous verrons

(1) Hertwig : *La cellule et les tissus*, traduction Charles Julin, Paris, 1894, p. 300.



pourquoi il n'en a pas été ainsi ; mais commençons par constater que la variation dans ces appareils s'est effectuée lentement. Le gamétophyte des Muscinées n'est arrivé qu'à grande peine à former des tiges feuillées de types peu disparates ; il n'a encore acquis à l'époque actuelle ni racine, ni système libéro-ligneux ; et cependant, il avait à remplir les mêmes fonctions que le sporophyte des Fougères, il était soumis aux mêmes causes extérieures de variation.

Le gamétophyte des Cryptogames vasculaires, désigné sous le nom de prothalle, aurait pu suivre une différenciation parallèle ; mais il n'a jamais dépassé, semble-t-il, le stade correspondant à celui des hépatiques à thalle ; on n'en connaît pas qui soient représentés par des tiges feuillées : c'est que son rôle est en tout différent de celui du même appareil dans les Muscinées. Grâce à l'amphimixie, le sporophyte avait une tendance plus grande à la variation ; il était susceptible de perfectionnements plus étendus ; il a pris les devants dans la formation de l'appareil végétatif : aussi, le gamétophyte n'avait-il pas à se développer en tige feuillée ; celle-ci serait restée incapable de supporter le sporophyte et, de plus, elle l'eût empêché de s'affranchir assez tôt pour subvenir aux besoins de sa nutrition superficielle : tout essai du gamétophyte à une différenciation plus avancée était donc nuisible à la plante et se trouvait ainsi condamné d'avance.

Nous observons plutôt dans les gamétophytes une tendance à la régression ; elle se manifeste surtout pour les gamétophytes mâles qui bientôt ne comprennent plus qu'une seule cellule et un gamétange dans les Marsiliacées, Salviniacées, Sélaginellées, Isoétées ; cette régression dans ces plantes qui, à l'exception des Sélaginelles, sont aquatiques, s'explique par l'inutilité de prothalles mâles quelque peu différenciés en système végétatif : la fécondation est plus facilement assurée par des anthérozoïdes

sortant directement de la microspore, que par un stade intermédiaire délicat exigeant pour sa nutrition des conditions souvent impossibles à trouver dans le milieu aquatique.

Le gamétophyte femelle ne pouvait subir à ce moment une telle réduction : cela était incompatible, non seulement avec la formation de plusieurs archégones, mais encore avec la fonction de nourrice qu'il est appelé à jouer dans les premiers développements du sporophyte ; pourtant, il n'était pas plus à l'abri que le prothalle mâle des conditions défavorables à la nutrition du milieu extérieur.

La question de nutrition était capitale pour ces prothalles ; il leur fallait, pour se développer et se nourrir, une humidité modérée comme celle qui est réalisée artificiellement dans les serres : c'est encore là, on le sait, qu'il faut aller chercher les prothalles des Fougères et des Sélaginelles, lorsqu'on veut s'en procurer.

Dans la nature, ces conditions étaient loin d'être toujours remplies ; des périodes de dessiccation du sol ont succédé localement et périodiquement à des périodes d'immersion totale.

Aussi, ne doit-on pas s'étonner de voir qu'un grand nombre de Cryptogames vasculaires, surtout parmi les hétérosporées, ont disparu dès les époques géologiques les plus reculées ; elles ont été incapables d'adapter leurs gamétophytes à ces changements, d'autres se sont maintenues avec peine : de ce nombre les Fougères qui sont en voie de disparition.

Beaucoup — et c'était la bonne voie — ont cherché à modifier les conditions de nutrition des gamétophytes femelles : ces derniers, au lieu d'emprunter leur nourriture au sol, l'ont prise directement à la macrospore, celle-ci s'étant au préalable gorgée de réserves abondantes aux dépens du sporophyte ; ces réserves ont été utilisées pour l'édification du prothalle et des arché-

gones ; elles ont pu même suffire au tout premier développement de l'embryon comme dans les Sélaginelles.

Mais ce perfectionnement était encore incomplet malgré son importance ; la macrospore *détachée* du sporophyte abandonnait l'embryon trop faible dans le milieu extérieur.

Que fallait-il donc pour permettre à l'évolution d'aller toujours de l'avant ? Il suffisait que la macrospore restât *attachée* au sporophyte : de la sorte, les jeunes embryons pouvaient emprunter leur nourriture à la plante-mère, par l'intermédiaire du prothalle ou directement.

C'est ce qui a eu lieu en effet ; aux plantes sans graines succédaient les plantes à graines.

Ces dernières, désignées généralement sous le nom de Phanérogames, pouvaient affronter toutes les variations du milieu : le nouveau sporophyte n'était abandonné à lui-même que déjà fort : il emportait une réserve abondante, lui permettant de mettre ses organes de nutrition en mesure de fonctionner et dans le sol et dans l'air.

Un dernier perfectionnement allait se produire ; les graines, d'abord nues dans les Gymnospermes, allaient se trouver protégées par le fruit dans les Angiospermes.

De son côté, le gamétophyte mâle ne subissait que des modifications sans importance : il suffit de comparer la germination du grain de pollen d'une plante supérieure avec celle de la microspore du *Salvinia natans* ; les anthérozoïdes n'étant point abandonnés dans un milieu liquide ont perdu leurs flagellums ; ces derniers n'ont persisté que dans certaines Gymnospermes, dans les *Ginkgo* (1), les *Cycas* (2), les *Zamia* (3).

(1) Hirase : *Untersuchung über das Verhalten des Pollens von Ginkgo biloba* (Bot. Centr., 1897).

(2) Ikeno : *Vorläufige Mittheilung über die Spermatozoiden bei Cycas revoluta* (Bot. Centr. 1896).

(3) H.-J. Weber : *The development of the antherozoids of Zamia* (Bot. Gazette, vol. XXIV, 1897).

Tout l'effort de la différenciation organique a porté sur le sporophyte depuis les *Cryptogames vasculaires* jusqu'aux *Dicotylédones* : aussi est-ce le sporophyte qui est considéré comme « l'individu végétal » : c'est la plante elle-même.

Les nombreuses modifications dans la forme et la structure du sporophyte sont en relation étroite avec les conditions du milieu ambiant, pesanteur, lumière, chaleur, etc. (1) ; mais le type général obtenu, comme nous l'avons établi, par un perfectionnement et une localisation des deux modes de nutrition, se reconnaît toujours, sauf de rares exceptions.

Remarquons en passant que la nutrition holophytique, comme la nutrition superficielle, a multiplié l'organe, au lieu de l'étendre ; lorsqu'il est usé par l'activité fonctionnelle, un autre apparaît ; les anciens poils absorbants sont remplacés constamment par de nouveaux, et aux feuilles qui disparaissent succèdent soit périodiquement, soit constamment, de nouvelles générations.

A partir du moment où la plante dresse ses feuilles dans l'air, les poils absorbants, jusque-là fixés à la partie inférieure du thalle, sont obligés, pour continuer à remplir leur rôle, d'émigrer sur la partie de la tige en contact avec le sol. Dès lors, une nouvelle différenciation commence : l'appareil aérien est organisé pour la nutrition holophytique ; l'appareil souterrain va se compléter pour la nutrition superficielle ; déjà, il emprunte la partie de la tige en contact avec le sol pour y former ses poils absorbants, lui imprimant ainsi le caractère de rhizome. Tout à l'heure, il modifiera légèrement ce rhizome pour en faire une racine si bien adaptée à ces nouvelles fonctions qu'elle ne subira plus grande modification dans la série végétale.

(1) Costantin : *Les végétaux et les milieux cosmiques*, Paris, 1898.

Nous pouvons encore saisir la nature sur le fait en étudiant certaines Cryptogames vasculaires telles que les *Psilotum*, les *Tmesipteris* (1), les *Selaginella* (2), etc. ; il devient, après cela, évident que la racine n'est pas un organe nouveau, né de toutes pièces ; elle provient d'une modification de la tige ordinaire des Cryptogames vasculaires ; celle-ci est devenue rhizome produisant des poils absorbants, puis racine.

La plante est alors complète ; elle est organisée pour tirer parti des deux modes de nutrition qu'elle possède. La nutrition superficielle prend une importance de plus en plus grande ; les liquides nutritifs puisés dans le sol par un nombre immense de poils absorbants sont portés aux feuilles par les canaux du bois ; la sève qui s'élabore dans les feuilles sous l'influence de la nutrition holophytique et avec le concours de ces liquides, est distribuée ensuite par les canaux du liber dans toute la plante.

En présence de cette organisation merveilleuse du sporophyte, on est amené tout naturellement à n'accorder qu'une importance relative aux gamétophytes ♂ et ♀ ; cela ne doit cependant pas nous faire oublier que, chez les ancêtres de nos plantes actuelles, les gamétophytes constituaient et constituent encore des individualités semblables aux sporophytes.

Nous ne devons pas oublier également que lorsque nous parlons de plantes mâles, de plantes femelles et de plantes hermaphrodites, cela n'a pas la signification que l'on y attache chez les animaux. Cela tient à ce que les animaux supérieurs ne possèdent que le stade gamétozoaire : on dit qu'ils sont hermaphrodites, par

(1) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur la Morphologie et l'Anatomie des Tmesipteris* (Le Botaniste, 2<sup>e</sup> série, p. 163-223, pl. ix-xv).

(2) P.-A. Dangeard : *Essai sur l'Anatomie des Cryptogames vasculaires* (Le Botaniste, 1<sup>re</sup> série, p. 241-270, pl. ix-xiii).

exemple, lorsqu'ils possèdent à la fois des œufs et des spermatozoïdes ; une plante hermaphrodite est celle qui fournit à la fois des gamétozoaires ♂ et des gamétozoaires ♀ ; les gamétozoaires hermaphrodites, qui correspondent aux animaux hermaphrodites, n'existent plus chez les plantes supérieures ; ils ont disparu avec les Cryptogames vasculaires et les Muscinées ; on ne rencontre plus chez les Gymnospermes et les Angiospermes que des gamétozoaires unisexués.

Cette profonde différence entre les végétaux et les animaux supérieurs n'est pas en général suffisamment connue même parmi ceux qui s'occupent de sciences naturelles.

Chez les animaux, ce sont les gamétozoaires ♂ et les gamétozoaires ♀ qui ont évolué et atteint le perfectionnement maximum que nous connaissons ; chez la plante, l'évolution a porté sur des sporophytes qui n'existent pas tout au moins chez l'animal supérieur ; les gamétophytes ♂ et les gamétophylles ♀ *diffèrent peu du stade ancestral* : l'histoire du développement nous prouve que ces derniers représentent cependant des individualités distinctes au même titre que le mâle et la femelle chez les animaux supérieurs ; mais leur organisation est restée primitive et leur vie éphémère.

Les relations qui se sont établies entre les gamétophytes et le sporophyte d'une même plante sont en tout semblables à celles qui existent entre un hôte et son parasite : on constate qu'il y a eu inversion, au courant de l'évolution. Le sporophyte a commencé par vivre en parasite sur le gamétophyte femelle ; plus tard, ce sont les gamétophytes qui sont devenus parasites sur le sporophyte : ce sont là de simples phénomènes d'adaptation réciproque assez semblables à ceux qui nous sont offerts par certains champignons parasites.

Dans les pages qui précèdent, nous avons essayé de fournir une réponse à un certain nombre de questions

relatives à l'évolution dans la série végétale ; nous avons vu comment l'influence du mode de nutrition dominait toute la morphologie de la plante, depuis les Champignons et les Algues jusqu'aux plantes supérieures ; nous avons montré de quelle façon les différences dans le mode de nutrition réagissaient sur la croissance en la modifiant et se traduisaient par une destinée différente des éléments cellulaires, etc.

Là ne se borne pas cependant le rôle de la nutrition ; on peut en effet y rattacher les phénomènes de sexualité avec toutes les conséquences qui en résultent dans l'évolution de la plante et de l'animal.

### *L'autophagie sexuelle (1).*

La sexualité n'est pas une propriété du protoplasma primitif ; les espèces les plus inférieures ne se reproduisent qu'asexuellement ; elle a donc une cause naturelle qu'il y a lieu de rechercher.

Pour trouver la solution de cet important problème on a déjà, il est vrai, considéré les phénomènes de nutrition.

Y. Delage, s'occupant de la signification de la fécondation, cite l'opinion de Van Rees (2) qui « pense que la fécondation n'a été rien autre chose au début, lorsqu'elle était encore réduite à la conjugaison, que l'acte de manger un individu d'espèce semblable ou voisine (3) ».

Edmond Perrier attribue la nécessité d'une fécondation au fait que le nombre des chromosomes est réduit de moitié dans les éléments sexuels ; il cherche la cause de

(1) L'expression d'« autophagie » est prise ici au sens le plus large, pour caractériser l'incorporation de protoplasmes de composition identique ; elle exclut l'idée de tout résidu excrémentiel.

(2) Van Rees : *Over oorsprong en beteekenis der sexuelle voortplanting en over den directen invloed van den voedings toestand op de celdeling*, Amsterdam, 1887.

(3) Y. Delage : *loc. cit.*, p. 323.

cette réduction dans une usure produite par la nutrition. « Du fait que les éléments sexuels ont été primitivement semblables il résulte que *l'explication de leurs caractères communs, en particulier de la réduction du nombre de leurs chromosomes, doit s'appliquer à l'un comme à l'autre*. Cette explication pour la phase où les deux éléments sont encore semblables et pour l'élément femelle se déduit clairement des faits déjà connus. L'élément femelle est caractérisé par l'abondance du protoplasme qui entoure son noyau, par la richesse de ce protoplasme en substances nourricières. Or il résulte des recherches de M. Maupas sur les infusoires que la production du protoplasme et des matériaux de réserve est sous la dépendance de la substance des chromosomes, et qu'à ce travail cette substance s'use au point que son renouvellement devient au bout d'un certain temps nécessaire (rajeunissement karyogamique). Le noyau des éléments reproducteurs n'échappe pas à cette loi : il s'use, et c'est au cours de l'expulsion de ces parties usées que s'effectue par l'expulsion des *globules polaires* ou *corpuscules de rebut* la réduction du nombre des chromosomes de l'œuf. Un élément reproducteur riche en matériaux nutritifs n'ayant plus qu'un noyau usé ou réduit est incapable d'évoluer; de là la nécessité de la conjugaison ou de la fécondation qui restaure le noyau (1). »

Ainsi donc, d'après ce savant, la réduction du nombre des chromosomes est le résultat d'une usure produite par la nutrition ; elle entraîne la nécessité d'une conjugaison ou d'une fécondation. A notre avis, c'est le phénomène inverse qui a eu lieu ; la réduction du nombre des chromosomes n'est qu'une *conséquence* de la sexualité.

Le Dantec a de son côté cherché à établir une relation

(1) Edmond Perrier : *Remarques au sujet de la communication de M. Le Dantec* (Comptes rendus, Acad. Sc., 17 janvier 1898).



entre le sexe et la dissymétrie moléculaire (1) ; ce n'est pour l'instant qu'une hypothèse ingénieuse. « Il faudra, dit-il, étudier au point de vue de la dissymétrie moléculaire, les aliments qu'utilisent les deux sexes ; mais une nouvelle difficulté s'introduira dans cette étude, aussi bien que dans celle des produits excrémentitiels mâles et femelles, parce que, sauf peut-être dans les éléments sexuels, il y aura dans tous les plastides du corps un mélange de substances droites et gauches. En effet, même si l'on suppose que l'un des types de substance existe à l'état de pureté dans les éléments sexuels mâles et l'autre type dans les éléments femelles, l'œuf fécondé et, par suite, tous les tissus qui en dérivent, contiendra forcément, en vertu du phénomène même de la fécondation, un mélange de substances des deux types ; ce sera donc seulement la prépondérance de l'un ou l'autre type dans les tissus d'un être qui déterminera son sexe, et les substances alimentaires et excrémentitielles ne différeront pour les deux sexes que quantitativement. »

L'opinion de Van Rees n'a pas reçu jusqu'ici de la part des naturalistes l'accueil qu'elle méritait ; nous allons la reprendre, essayer de l'établir sur une base solide pour en tirer ensuite toutes les conséquences qu'elle comporte.

Depuis longtemps, nous avons admis que les organismes primordiaux jouissaient de la propriété de pouvoir introduire à l'intérieur de leur protoplasma des aliments solides ; nous avons même essayé de montrer comment la nutrition superficielle, commune aux végétaux, avait pris naissance par une modification de la nutrition animale : nous venons de voir quelle a été l'influence de ce mode de nutrition dans l'évolution de la plante ; on pourrait faire un semblable travail en ce qui concerne les animaux.

(1) F. Le Dantec : *Sexe et dissymétrie moléculaire* (Comptes rendus, Acad. Sc., 17 janvier 1898).

Bornons-nous à établir les relations qui existent entre la nutrition animale, propriété primitive du protoplasma, et la sexualité.

Les organismes primordiaux possédaient apparemment des protoplasmes peu dissemblables ; ils se sont nourris les uns aux dépens des autres jusqu'à ce que le protoplasma ait acquis par degrés, d'abord la propriété de pouvoir incorporer le protoplasma mort, puis celle de l'utiliser en solution ; un nouveau perfectionnement lui a permis de se reconstituer de toutes pièces aux dépens des substances inorganiques. Nous connaissons les objections qui peuvent être faites à cette manière de voir : l'étude de la filiation des organismes inférieurs nous montre cependant assez nettement que les Champignons et les Algues ont pris naissance parmi le groupe des Flagellés qui possèdent une nutrition animale ou saprophytique ; les Flagellés eux-mêmes ont eu pour ancêtres des Rhizopodes à nutrition animale.

La nutrition animale n'était au début qu'une sorte d'incorporation directe ; s'effectuant entre des protoplasmes de composition identique, elle n'exigeait pas de travail digestif compliqué ; aussi n'observait-on pas de résidus excrémentitiels ; ceux-ci n'ont apparu que plus tard, alors que la composition des protoplasmes était devenue très différente.

Ce que nous avançons là n'est pas une simple vue de l'esprit ; la formation des plasmodes qui a lieu encore dans les organismes primordiaux, tels que les Vampyrelles, les Monadinés zoosporées, etc., rappelle ce qu'était l'incorporation directe du protoplasma. On peut encore la produire expérimentalement ; il suffit d'isoler par mérotomie une portion plus ou moins considérable du protoplasma de la *Gromia fluviatilis* par exemple. « Il arrive souvent qu'au bout d'un certain temps les pseudopodes de l'être nucléé viennent au contact de ceux de la masse isolée.

Quand cela a lieu après quelques instants seulement de séparation, la soudure est immédiate. La masse sarco-dique totale s'est accrue d'une certaine quantité de substance ayant la même constitution qu'elle : c'est un cas de *nutrition* indéniable, puisqu'il y a eu *addition*; c'est un cas de *nutrition directe*, puisque la substance ajoutée n'a pas besoin d'être modifiée en quoi que ce soit avant de faire corps avec le sarcode total dont elle ne change pas la composition (1). »

L'autophagie est donc une propriété primitive du protoplasma ; on la trouve encore dans la formation des plasmodes et on peut la produire expérimentalement.

Ce mode de nutrition est forcément très imparfait ; il ne peut guère servir qu'à rétablir l'équilibre entre des protoplasmes de vigueur différente ; il permet encore, par une déviation de sa signification ordinaire, aux nombreuses zoospores des Myxomycètes, de s'unir en larges plasmodes ; son rôle est cependant très effacé.

Il a suffi de quelques circonstances que nous allons chercher à préciser pour transformer cette autophagie indifférente en autophagie sexuelle.

D'un côté, l'autophagie primitive s'est modifiée en nutrition ordinaire qui a permis aux Protistes de se manger entre eux, alors même qu'ils appartenaient à des espèces fort différentes : ces Protistes sont arrivés à utiliser les éléments des substances inorganiques, et à partir de ce moment la persistance de la vie se trouvait assurée à la surface du globe ; il fallait toutefois pour cela que l'aliment ne fit jamais défaut.

Or, nous savons qu'il n'en a pas été ainsi ; le milieu nutritif s'épuise ou se dessèche : de longues périodes de

(1) F. Le Dantec : *Etudes biologiques sur les Rhizopodes lobés et réticulés d'eau douce* (Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, t. XXVI, 1894, p. 84).

jeûne se sont produites à de fréquents intervalles dans le développement des espèces ; nous avons vu précédemment, p. 14-16, comment, dans ces conditions, l'autophagie primitive est devenue autophagie sexuelle.

Celle-ci ne se borne plus à une simple incorporation de protoplasmes qui n'a d'autre résultat que de réaliser un équilibre assez indifférent ; les deux individus qui se mangent réciproquement fusionnent leurs noyaux en un seul ; il y a en même temps une condensation du protoplasma.

On peut comparer le profit immédiat que l'espèce retire de cette combinaison à celui que produit la réunion de deux domaines voisins en un seul, dans un moment de crise agricole ; les frais généraux ayant diminué, le propriétaire arrive à réaliser des bénéfices, alors que précédemment la situation se réglait par un déficit.

En résumé, nous considérons la reproduction sexuelle comme n'étant qu'une *modification* de l'autophagie primitive ; son apparition a été déterminée par une *interruption* dans la nutrition ordinaire.

Cette manière de voir, qui n'avait probablement jamais été jusqu'ici formulée dans ces termes, permet de comprendre un certain nombre de faits qui se rattachent à cette question de la sexualité.

1° L'autophagie sexuelle étant une variation fixée sous l'influence des nécessités de la nutrition, on s'explique que les organismes inférieurs soient dépourvus de sexualité ; ils ne possèdent que des plasmodes.

2° L'autophagie sexuelle une fois établie s'est conservée dans l'évolution des espèces animales et végétales avec ses mêmes caractères essentiels. Cela tient à une parenté commune des Métazoaires et des Chlorophytes avec les Flagellés ; quelques déviations de peu d'importance se sont produites dans les Champignons qui ont la même origine que les groupes précédents et dans les Infusoires dont la filiation est moins nette.

3° L'autophagie sexuelle et la nutrition animale représentent des modifications de l'autophagie primitive : elles ont conservé des caractères communs ; il y a incorporation de protoplasma dans un autre ; l'affinité qui préside à la réunion des éléments reproducteurs rappelle celle qui permet à un organisme de faire un choix dans ses aliments ; elle rappelle aussi l'attraction qui dirige un parasite vers son hôte.

4° Dans les organismes pluricellulaires, la nutrition ordinaire et l'autophagie sexuelle ont subi une localisation parallèle ; certaines cellules ont seules continué à remplir le rôle qui, dans les êtres unicellulaires, incombait à la cellule tout entière.

Chacun de ces points mériterait d'être développé longuement. Si, comme nous le pensons, la reproduction sexuelle a bien la signification que nous lui attribuons, les opinions formulées jusqu'ici sur le but de la fécondation doivent être toutes plus ou moins modifiées. Ainsi, il n'y a pas lieu de s'arrêter à l'explication de Spencer d'après laquelle le but principal de la reproduction sexuelle est d'occasionner un nouveau développement en détruisant cet état d'équilibre approximatif où sont arrivées les molécules des organismes procréateurs ; il n'est pas plus exact, semble-t-il, de penser avec Boveri que le but de la fécondation est d'apporter à l'œuf avant tout un centrosome et accessoirement la chromatine du noyau mâle ; la nécessité de la conjugaison ou de la fécondation n'est pas davantage une conséquence de la réduction du nombre des chromosomes, ou d'une dissymétrie moléculaire.

A la suite des belles recherches de Fol (1) sur les Echinodermes et de Guignard sur les Phanérogames (2), on a

(1) H. Fol : *Le quadrille des centres, un épisode nouveau dans l'histoire de la fécondation* (Archiv. des sc. phys. et nat., Genève, t. XXV, 1894).

(2) L. Guignard : *Nouvelles études sur la fécondation* (Ann. des sc. natur., Bot., t. XIV, 1891).

défini la fécondation : la fusion de deux *demi-noyaux* et de quatre *demi-centrosomes* en un seul noyau et deux centrosomes. Le rôle des centrosomes a été fort discuté ; il semble même, d'après de récents travaux, que leur présence est loin d'être constante (1) ; nous pouvons les passer sous silence pour reporter notre attention sur les noyaux copulateurs.

Le fait que les noyaux sexuels renferment chez les plantes supérieures et les Métazoaires un nombre moitié moindre de chromosomes que les noyaux des cellules ordinaires, devait conduire logiquement à les considérer comme des demi-noyaux ; on a vu ensuite tout naturellement dans cette structure incomplète la cause de la conjugaison et de la fécondation : or, si l'on adopte nos idées sur l'évolution de la sexualité, l'interprétation de tous ces phénomènes change et devient beaucoup plus compréhensible.

Les deux individus copulateurs ont, dans l'autophagie sexuelle, mélangé leurs noyaux en un seul ; rien n'autorise à penser que ces noyaux avaient un nombre de chromosomes inférieur à celui des parents ; on pourrait tout au plus, comme on l'a fait, invoquer une usure de la chromatine due à la nutrition ; mais elle n'expliquerait en rien la réduction chromatique qui porte à la fois sur le nombre des chromosomes et sur la quantité de nucléine qu'ils renferment.

Selon nous, les noyaux copulateurs sont des noyaux ordinaires et le noyau sexuel est un *noyau double*.

Dès lors, on comprend la nécessité d'une réduction chromatique ; sans elle, le nombre des chromosomes doublerait à chaque génération. S'il est naturel de penser qu'elle s'est d'abord effectuée à la germination de l'œuf,

(1) David Mottier : *Ueber das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosachs* (Pringsheim's Jahrbücher für Wiss. Botanik. Bd. XXXI, Heft 1, 1897).

il n'y a rien d'in vraisemblable à admettre qu'elle s'est ensuite reportée, dans le courant de l'évolution, à un autre stade du développement, si ce retard s'est trouvé avantageux pour l'organisme.

Quel que soit l'endroit où cette réduction s'opère, elle présente en général les mêmes caractères ; à la prophase, le noyau double ne présente plus que le nombre normal  $n$  de chromosomes, au lieu de  $2n$  qu'il avait au stade de repos ; il est naturel de supposer que les chromosomes se sont unis par couples. Deux divisions indirectes de ce noyau double répartissent la nucléine sur quatre noyaux, ce qui fait que ces derniers ont la structure normale et primitive du noyau de l'espèce.

Il ne paraît nullement nécessaire *a priori* que la réduction chromatique s'effectue d'une manière identique chez les animaux et chez les végétaux ; l'autophagie sexuelle a déterminé chez les uns et chez les autres la formation d'un noyau double ; ce noyau doit revenir à sa structure primitive, il est vrai ; mais un même résultat est atteint souvent par des moyens bien différents. Puisque la réduction chromatique, au lieu de constituer la raison d'être de la reproduction sexuelle, n'en est qu'une conséquence, la question de sa similitude chez les animaux et les plantes perd de son importance. Aussi bien n'est-on pas d'accord parmi les naturalistes : les uns tendent à exagérer les différences qui peuvent exister (1) ; d'autres cherchent à les effacer presque entièrement (2). La question n'est pas d'un intérêt capital ; on peut observer dans les végétaux des modifications qui portent principalement sur le mode de répartition de la nucléine du noyau ordinaire ; le nombre des bipartitions du noyau de l'œuf ou de

(1) V. Haecker : *The reduction of the chromosomes in the sexual cells as described by botanists* (Annals of Botany, t. IV, p. 95).

(2) Moore : *On the essential similarity of the process of chromosome reduction in animals and plants* (Id., p. 431).

la cellule-mère n'est pas en effet aussi constant que l'indique la théorie ; il suffit de se rappeler d'une part le mode de germination de l'œuf chez beaucoup de champignons, en particulier les Ascomycètes, et d'autre part le mode de formation de la macrospore dans les Phanérogames.

L'existence d'une double bipartition fournit cependant en général un caractère précieux et d'observation facile pour déterminer dans le développement le moment où s'opère la réduction chromatique ; celle-ci s'étant produite, au début, dans l'œuf, le caractère en question peut servir de guide dans la recherche de la reproduction sexuelle. Prenons par exemple les Champignons supérieurs ; avant nos travaux, on pensait qu'ils étaient dépourvus de sexualité ; l'existence d'une double bipartition amenant la formation de quatre spores sur le promycèle ou la baside aurait pu faire supposer que ces organes provenaient de la germination de l'œuf ; on aurait été dans le vrai. Il suffit, pour s'en convaincre, de parcourir les divers mémoires que nous avons consacrés à la reproduction sexuelle des Ustilaginées, des Protobasidiomycètes et des Basidiomycètes (1). Il était réservé à notre ancien élève Sappin-Trouffy d'établir l'existence de la réduction chromatique dans l'œuf et le promycèle des Urédinées (2). C'est encore, à l'heure actuelle, le seul exemple connu dans le groupe des Cryptogames cellulaires, Algues et Champignons.

Il y a pourtant un autre cas qui présente sans doute la même signification. En effet, Klebahn (3) a fait des observations très complètes sur la germination des zygo-spores dans les genres *Closterium* et *Cosmarium*, et

(1) Consulter : *Le Botaniste*, série III-V.

(2) Sappin-Trouffy : *Recherches histologiques sur les Urédinées* (*Le Botaniste*, 5<sup>e</sup> série, décembre 96).

(3) Klebahn : *Studien über Zygoten* (*Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik*, Bd. XXII).



Hertwig a pu les interpréter de la façon suivante : « Chez les Desmidiacées, il s'opère après la fécondation une réduction de la substance nucléaire, qui ramène à la quantité normale la masse de substance nucléaire doublée par la copulation de deux noyaux complets. Le noyau conjugué, au lieu de se diviser en deux noyaux-filles égaux, se divise par deux divisions consécutives immédiatement en quatre noyaux petites-filles égaux ; mais le corps protoplasmique de la zygote ne se divise qu'en deux moitiés et chacune d'elles ne renferme qu'un noyau actif, tandis que deux des quatre noyaux petites-filles disparaissent comme étant devenus superflus (1). »

Klebahn n'a pas vu la réduction du nombre des chromosomes qui doit sans doute précéder la double bipartition du noyau sexuel.

Néanmoins il est établi d'une façon certaine que la réduction chromatique peut s'opérer à la germination de l'œuf ; ce n'est donc pas elle qui détermine la nécessité de la fécondation. Dans ce premier cas, la plante dans tout son développement, dans ses sporophytes comme dans ses gamétophytes, possède des noyaux ayant la structure primitive et normale ; il est encore impossible de dire actuellement jusqu'à quel point cette disposition est générale dans les Thallophytes.

Dans les Cormophytes, la réduction chromatique a été retardée ; elle se trouve reportée soit sur le sporogone dans les Muscinées, soit sur le sporophyte dans les Cryptogames vasculaires et les Phanérogames ; ce sont les cellules-mères des spores qui, dans le sporange, se comportent comme l'œuf des Urédinées ou la zygospore des Desmidiacées ; elles fournissent chacune quatre spores dans lesquelles le noyau est revenu à la structure primi-

(1) O. Hertwig : *La cellule et les tissus*, traduction C. Julin, Paris, 1894, p. 263.

tive et normale. Si la cause invoquée par Edmond Perrier pour expliquer la réduction chromatique était exacte, elle s'appliquerait aux végétaux ; d'après ce savant, « un élément reproducteur riche en matériaux nutritifs n'ayant plus qu'un noyau usé ou réduit est incapable d'évoluer ; » or nous savons que les spores vont donner naissance à des gamétophytes, sans que le nombre des chromosomes varie ensuite jusqu'à l'anthérozoïde ou l'oosphère.

L'existence d'une réduction chromatique précédant la formation des spermatozoïdes et des ovules dans les Métazoaires n'implique nullement chez ceux-ci la présence d'un stade sporophyte comparable à celui des plantes supérieures, comme certains naturalistes seraient tentés de l'admettre (1). Les générations alternantes des Ptéridophytes et des Phanérogames dérivent directement d'un stade ancestral ; la même démonstration ne saurait être faite pour les Métazoaires. Lorsque ceux-ci présentent dans leur développement des générations alternantes, il ne s'agit que de générations formées par adaptation secondaire comme celle des Urédinées parmi les Champignons.

Remarquons en terminant que chez les animaux comme chez les végétaux ce sont les générations ayant des cellules à noyau double qui ont réagi d'une façon heureuse et durable sous l'influence des divers facteurs de l'évolution ; on ne saurait voir là une coïncidence fortuite. Nous avons vu quel avait été le rôle du mode de nutrition dans l'évolution de la plante ; celui de l'autophagie sexuelle a persisté en l'absence de la cause première qui a provoqué son apparition ; le retard qui s'est produit dans la réduction chromatique a donné à l'organisme une sensibilité d'adaptation qui a permis la transformation graduelle et ininterrompue des espèces.

---

(1) J. Beard : *On the phenomena of reproduction in animals and plants* (Annals of Botany, t. IX, 1895. — J. Beard et J.-A. Murray : *Reducing division in metazoan reproduction* (Id.).



**MÉMOIRE**  
**SUR**  
**LES CHLAMYDOMONADINÉES**  
**OU L'HISTOIRE D'UNE CELLULE**

Par **P.-A. DANGEARD**

---

**INTRODUCTION**

---

Les Chlamydomonadinées constituent un groupe de transition qui établit un passage entre les Flagellés et les Chlorophytes; c'est un des premiers échelons de la série végétale; la nutrition holophytique s'y montre pour la première fois. Il semble que ce soit aussi chez ces algues ou leurs ancêtres directs que s'est manifestée tout d'abord la sexualité; il en résulte une alternance dans la reproduction agame et la reproduction sexuelle qui se retrouve dans presque tous les végétaux.

Les Chlamydomonadinées forment donc, il semble, le pivot principal du règne végétal: tout ce qui touche à leur organisation, à leur structure, à leur développement, intéresse la série entière des Chlorophytes.

Le plan que nous avons tracé récemment de l'évolution végétale dans ses rapports avec la nutrition (1) indique les points qui doivent attirer de préférence l'attention des naturalistes: il est certain qu'une étude approfondie des

(1) P.-A. Dangeard: *L'influence du mode de nutrition dans l'évolution de la plante* (Le Botaniste, 6<sup>e</sup> série, 26 mars 1898).

Chlamydomonadinées était devenue nécessaire : on le comprendra mieux après avoir parcouru ce travail.

Nos recherches ont porté principalement :

1° *Sur la distinction, dans la cellule, du protoplasma proprement dit et du chromatophore.*

Dans presque tous les cas, les doubles colorations nous ont permis d'établir une limite nette entre le protoplasma et le chloroleucite; nous avons réussi de la sorte à compléter certaines descriptions et à rectifier de nombreuses erreurs. L'unique chloroleucite de la cellule a parfois sa masse traversée par des trabécules protoplasmiques. La structure du protoplasma est homogène ou granuleuse; on y distingue parfois un réticulum à mailles fines; celle du chloroleucite est alvéolaire; les alvéoles de grandeur variable contiennent les grains d'amidon.

2° *Sur la structure du noyau et son mode de division.*

La structure du noyau varie beaucoup plus qu'on ne l'a supposé; c'est ainsi que l'intervalle compris entre la membrane nucléaire et le nucléole reste parfois complètement insensible à l'action des réactifs; plus souvent, il se colore uniformément en rouge ou en bleu; enfin, on peut y distinguer des granulations chromatiques à l'état de fin pointillé; lorsqu'elles sont plus grosses, on aperçoit, assez rarement du reste, un réticulum de linine.

La karyokinèse est de règle dans cette famille; la découverte de la division indirecte dans presque tous les genres (*Chlorogonium*, *Phacolus*, *Carteria*, *Chlamydomonas*) constitue l'un des résultats les plus importants de ce travail. Nous avons réussi à compter le nombre des chromosomes qui est constant dans une même espèce, genre variable dans les espèces voisines et les différents que l'on les divers stades de la karyokinèse rappellent ceux

3° *Sur les décrits dans les plantes supérieures.*

On des 204 mode de bipartition de la cellule dans la formation des zoospores et des gamètes.

Les cloisons et par suite les lignes de séparation des cellules-filles sont perpendiculaires au fuseau achromatique. Celui-ci, d'autre part, a une orientation qui dépend, en grande partie tout au moins, de la disposition relative du protoplasma et du chloroleucite dans la cellule; il en résulte que nous connaissons maintenant la raison principale qui fait que les divisions sont tantôt longitudinales, tantôt transversales.

4° *Sur le mode de réduction du nombre des chromosomes.*

Le nombre des chromosomes est le même dans les sporanges ordinaires et dans les gamétoспорanges; nous nous sommes assuré qu'il reste constant chez ces derniers au cours des bipartitions successives. La réduction chromatique n'a donc pas lieu avant la fécondation, ce qui vient à l'appui des idées que nous avons émises tout récemment sur la signification de la reproduction sexuelle (1). Il est tout à fait probable que cette réduction se fait à la germination de l'œuf.

5° *Sur les phénomènes de fécondation.*

Dans les deux gamètes qui s'unissent pour former l'œuf, les noyaux qui se fusionnent ne présentent aucune différence sensible ni de grosseur ni de structure; on y distingue un nucléole et en général des granules chromatiques. Il se produit une attraction manifeste entre les deux noyaux qui arrivent au contact; en ce point la membrane nucléaire disparaît; les deux nucléoles restent quelque temps distincts, puis se fusionnent en un nucléole unique qui augmente de volume, ainsi que le noyau lui-même. En somme, la fusion des noyaux se présente exactement comme dans la baside ou l'asque des champignons supérieurs (2), comme dans l'oogone d'un *Edogonium* ou d'une Vaucherie.

(1) P.-A. Dangeard : *Loc. cit.*, p. 52-63.

(2) Consulter : *Le Botaniciste*, série IV-V.

Ce mémoire est précédé d'un historique et d'une indication des méthodes d'observation.

Il est divisé en deux parties.

La première partie comprend la description des espèces observées au cours de ce travail.

La seconde partie est consacrée à des considérations générales sur la structure et le développement des Chlamydomonadinées.

### HISTORIQUE

Nous nous bornerons, dans cet historique, à donner une courte analyse des travaux les plus récents sur les Chlamydomonadinées ; les autres, indiqués seulement par leur titre dans la liste ci-dessous, ont déjà été, pour la plupart, signalés dans nos précédentes publications (29-30-32) ; le lecteur pourra s'y reporter, s'il le juge à propos.

#### A. Bibliographie ancienne.

1. Girod-Chantrans : *Recherches chimiques et microscopiques sur les Conferves, Bisses, Tremelles*. Paris, 1802.

2. Ehrenberg : *Die infusionsthierchen als vollkommene organismen*. Leipzig, 1838.

3. Carter : *On the fecundation in Eudornia elegans and Cryptoglena* (Ann. of natural history, 1833).

4. Dujardin : *Histoire naturelle des Zoophytes*. Paris, 1844.

5. Flotow : *Ueber Hæmatococcus pluvialis* (Nov. Act. Acad. C. L. C. Natur. Cur., vol. XX).

6. Weisse : *Ueber die Vermehrungsweise des Chlorogonium euchlorum* Ehr (Bulletin soc. imp. de Moscou, VI, 1848. — Archiv. f. Naturgesch., 1848, I).

7. Bailey J. W. : *Microscopical observat. made in South Carolina, Georgia and Florida* (Smithsonian's Contribution, vol. II, 1850).

8. Cohn : *Nachträge zur Naturg. d. Protococcus pluvialis* (Nova Acta, Acad. C. L. C. Natur. Cur., vol. XXII, 1850).

9. Braun : *Verjungung in der Natur*. Leipzig, 1851.

10. Thuret : *Recherches sur les zoospores des Algues*. Paris, 1851.

11. Perty : *Zur Kenntniss Kleinstler Lebensform*. Berne, 1852.

12. Cohn : *Untersuchungen über die mikroskopischen Algen und Pilze*, 1853.

13. Schneider A.: *Beiträge zur Naturges. der Infusorien* (Muller's Archiv. f. Anat. und Physiologie, 1854).
14. Fresenius: *Beiträge zur Kenntniss mikroskopischer Organismen* (Abhand. der denkerbergischen Gesellschaft, 1856).
15. Weisse: *Eine Kleine Zugabe zu A. Schneider Beiträge zur Naturgeschichte der Infusorien* (Muller's Archiv. f. Anat. u. Physiol. 1856).
16. Cienkowski: *Über einige Chl. Glorocapsen* (Bot. Zeit., 1865).
17. Cienkowski: *Über Palmellaceen und Flagellaten* (Archiv. für. mikr. Anat., Bd. VI, 1870).
18. Rostafinsky: *Beobachtungen über Paarung der Schwarmsporen* (Bot. Zeit., 1871).
19. Goroschankin: *Versuch einer verg. Morphologie der Volvocineen* (Nachr. der K. Gesellsch. für Natur, Moscou, XVI, 1875).
20. Rostafinsky: *Quelques mots sur l'Hæmatococcus lacustris* (Mémoires de la Société des sciences naturelles de Chorbouurg, t. XIX, 1875).
21. Reinhardt: *Die Copulation der zoosporen bei Chlamydomonas, pulvisculus* (Arb. der Nat. Gesellsch. Charkoff, X, 1876).
22. Stein: *Der Organismus der Infusionsthier* (III. Abth., Flagellaten, Leipzig, 1878).
23. Kent-Saville: *A manual of Infusoria*. London, 1881.
24. Krassiltschik J.: *Zur Naturgeschichte und über die systematische Stellung von Chlorogonium euchlorum* Ehr (Zool. Anzeiger, V, 1882).
25. Falkenberg: *Die Algen im weitesten Sinne* (Handbuch der Botanik de Schenk, 1882).
26. Butschli O.: *Mastigophora* (Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreiches, 1883-1886).
27. Klebs G.: *Über die Organisation einiger Flagellaten-Gruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien* (Unters. an d. Botan. Institut. zu Tübingen, 1881-1885).
28. Blochmann: *Über eine neue Hæmatococcus art*, Heidelberg, Carl Winter, 1886.
29. Dangeard: *Recherches sur les Algues inférieures* (Ann. des sciences naturelles, VII<sup>e</sup> série, Bot., t. VII, 1888).
30. Dangeard: *La sexualité chez quelques Algues inférieures* (Journal de Botanique, 1888).
31. Klebs G.: *Bot. Zeit.*, no 13, 29 mars 1889.
32. Dangeard: *Mémoire sur les Algues* (Le Botaniste, 1<sup>re</sup> série, 1889).

## B. Bibliographie nouvelle.

Nous signalerons en premier lieu deux mémoires remarquables dus au professeur Goroschankin.



Le premier donne une description détaillée du *Chlamydomonas Braunii* Goros ; là phase végétative, la conjugaison des gamètes, la fusion des noyaux, la germination des zygotes, le développement de formations palmelloïdes y sont représentés dans deux magnifiques planches (33).

Le second mémoire (34) qui a pour titre *Chlamydomonas Reinhardi* (Dangeard) und seine verwandten, contient la description de neuf espèces que l'on peut distinguer au moyen de la table suivante qui indique en même temps leurs particularités de structure.

1	Un pyrénoloïde : chromatophore entier. . . 2	
	Pas de pyrénoloïde : chromatophore perforé. . .	<i>C. reticulata</i> Goros.
2	Deux flagellums . . . . . 3	
	Quatre flagellums . . . . .	<i>C. multifilis</i> Fresenius.
3	Noyau au-dessus du pyrénoloïde : chromatophore en forme de coupe . . . . . 4	
	Noyau au-dessous du pyrénoloïde : chromatophore souvent en forme d'anneau. . .	<i>C. Kuteinikowi</i> Goros.
	Deux vacuoles pulsatiles : zygote avec membrane lisse, rarement avec de petites éminences . . . . . 5	
4	Trois vacuoles pulsatiles ou davantage : zygote avec une membrane nettement épineuse étoilée . . . . .	<i>C. Perty</i> Goros.
	Flagellum aussi long que le corps ou plus long. . . . . 6	
5	Flagellum plus court que le corps ; chromatophore souvent strié longitudinalement . . . . .	<i>C. Steinii</i> Goros.
	Tache rouge en forme de demi-sphère ou de disque ; pyrénoloïde globuleux (1-3). . . 7	
6	Tache rouge en forme de bâtonnet ; pyrénoloïde recourbé. . . . .	<i>C. Braunii</i> Gorosch.
	Pyrénoloïde au milieu du corps ; rarement 2 ou 3 . . . . . 8	
7	Deux pyrénoloïdes ; l'un au-dessus, l'autre au-dessous du noyau . . . . .	<i>C. metastigma</i> Stein.

(33) Goroschankin : *Beiträge zur Kenntniss der Morphologie und System. der Chlamydomonaden*. I, Moscou, 1890.

(34) Goroschankin : *Beiträge zur, etc.* II, Moscou, 1891.

8	{	Flagellum une et demie fois plus long que le corps; aucune trace de membrane verruqueuse . . . . .	9
		Flagellum de la longueur du corps; membrane verruqueuse . . . . .	<i>C. De Baryana</i> Goros.
9	{	Corps ovale, pyrénoidé souvent excéntrique; parfois deux ou trois groupés ensemble; zygote avec une membrane légèrement épineuse . . . . .	<i>C. Ehrenbergii</i> Goros.
		Corps sphérique, rarement en forme d'ellipse; un pyrénoidé postérieur; zygote avec membrane lisse. . . . .	<i>C. Reinhardi</i> Dangeard.

Le seul examen de ce tableau montre avec quel soin a été composée cette monographie des *Chlamydomonas*; nous observerons toutefois qu'une espèce étudiée par nous sous le nom de *Ch. Morieri* et bien caractérisée par la façon dont se comportent les gamètes pendant la fusion en zygote, est désignée ici sous le nom de *Chl. Ehrenbergii*: ce dernier nom est ainsi un synonyme qui doit régulièrement être abandonné; quelques autres observations trouveront leur place plus loin.

Artari, dans un mémoire sur les *Protococcoideæ* (35), décrit incidemment une nouvelle espèce, le *Chlamydomonas apiocystiformis*: elle est, d'après l'auteur lui-même, très voisine du *Ch. De Baryana* Gorosch. dont elle ne diffère que par la forme de la tache oculaire et la longueur des flagellums.

Cette espèce doit son nom à la façon dont les zoospores, après quelque temps de mouvement, se fixent sur un substratum, perdent leurs cils, épaississent leur membrane et donnent naissance à deux ou quatre cellules arrondies.

On doit à M. Golenkin un travail sur le *Phacotus angulosus*, qu'il désigne avec Seligo sous le nom de *Pteromonas alata*.

(35) Artari : *Untersuchungen über die Entwicklung und Systematik einiger Protococcoideen*. Moskau, 1892, p. 39-40.

D'après lui (36), les noms de *Phacotus angulosus* Stein, *Cryptoglana angulosa* Carter et *Pteromonas alata* Cohn sont synonymes; dès lors, nous ne voyons pas pourquoi cet auteur conserve le nom de *Pteromonas alata*, qui est le plus récent (1884) (37).

On peut à la rigueur admettre que l'espèce en question diffère génériquement du *Phacotus lenticularis*; il n'y a là qu'une question d'appréciation; mais en tout cas, si l'on veut conserver le nouveau genre *Pteromonas*, la loi de priorité exige que l'espèce soit désignée sous le nom de *Pteromonas angulosa*.

Seligo a donné à ses figures une teinte bleue qui a conduit Hansgirg à placer cette espèce, avec doute cependant, parmi les Cyanophycées (38); De Toni, dans son Sylloge, montre la même hésitation (39). Wille adopte la dénomination de *Pteromonas alata*, mais il conserve avec raison ce genre dans les *Phacotæ* (40).

Schmidle étudie avec beaucoup de soin le *Chlamydomonas Kleinii* sp. nov., qui n'est autre chose que le *Ch. grandis* St. Dans ce travail, on trouve non seulement l'indication du mode de formation des sporanges et des œufs, mais aussi des essais intéressants de culture dans des milieux nutritifs (41). Les résultats de ces cultures montrent que, sous l'influence de changements dans le mode de vie, les individus varient légèrement, mais la situation respective des organes reste la même.

(36) M. Golenkin: *Pteromonas alata* Cohn. *Ein Beitrag zur kenntnis einzelliger Algen* (Bulletin soc. imp. des naturalistes de Moscou, n° 2, 1891).

(37) Seligo: *Untersuchungen über Flagellaten* (Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. IV, 1884).

(38) Hansgirg: *Addenda in synopsis generum subgenerumque Myxophycearum* (Notarisia, vol. IV, p. 658, 1889).

(39) De Toni: *Sylloge Algarum*, vol. I. Patavii, 1889.

(40) Wille: *Volvocaceæ* (Engler-Prantl. Die natürl. Pflanzenfamilien, I, Theil, II Abth., Leipzig, 1890).

(41) Schmidle: *Chlamydomonas Kleinii* (Flora, 1893, I, p. 46-26).

Cette conclusion n'est pas sans importance, car elle va à l'encontre des idées de Francé. Celui-ci, dans une révision du genre *Chlamydomonas* (42), n'accorde, en effet, aucune valeur à la plupart des caractères considérés par Goroschankin comme spécifiques ; il n'admet comme espèces valables que les suivantes :

Dans le genre *Chlamydomonas* : *C. pulvisculus* Ehrbg., *C. tingens* Br., *C. obtusa* Br., *C. Morieri* Dang., *C. halophila* Fr.

Dans le genre *Carteria* : *C. multifilis* Frés., *Carteria minima* Dang., *Carteria Klebsii* Fr. (*Pithiscus Klebsii* Dang.).

La position relative des organes n'entre aucunement en ligne de compte dans cette classification : c'est ainsi que sous le nom de *Ch. obtusa* Br., l'auteur réunit les *C. grandis* St., *C. obtusa* Cohn, *C. operculata* St., *C. obtusa* Br., *C. Steinii* Gorosch.

Malheureusement ce travail ne s'appuie sur aucune preuve expérimentale ; il est d'ordre purement spéculatif.

Le même reproche ne saurait être adressé au mémoire de Dill (43) : c'est l'un des plus importants qui aient été publiés sur ce sujet. Dill a entrepris de nombreuses cultures comparatives dans des milieux différents : eau pure, liquide de Knop, tourbe ; elles ont été faites dans les conditions les plus variées ; cependant l'organisation générale de ces algues ne s'est pas modifiée ; la situation relative des organes est restée la même : on observe seulement des différences dans l'épaisseur de la membrane : pour une seule espèce, le *Ch. longistigma*, la culture en milieu nutritif a produit une division du pyrénocle.

Les espèces nouvelles décrites par Dill sont :

Dans le genre *Chlamydomonas* : *C. longistigma*, *C. parie-*

(42) Francé : *Zur Systematik einiger Chlamyd.*, 1892.

(43) O. Dill : *Die Gattung Chlamydomonas und ihre nächsten Verwandten* (Jahrb. für wiss. Botanik, XXVIII, 1895).

taria, *C. pisiformis*, *C. angulosa*, *C. gigantea*, *C. stellata*, *C. gloeocystiformis*.

Dans le genre *Carteria* : *C. obtusa*.

Pour la première fois, les espèces de *Chlamydomonas* sont groupées d'après la façon dont elles se divisent.

Le genre *Chlorogonium*, voisin des *Chlamydomonas*, a été l'objet d'un travail tout récent de Francé (44).

Ce genre s'est enrichi également d'une espèce nouvelle, le *Chlorogonium tetragamum*, qui vient d'être décrite par Knut Bohlin (45) ; ce dernier étudie en même temps deux espèces d'algues inférieures remarquables par des prolongements en forme de bras : elles font partie des *Chlamydomonadinées* : l'auteur crée pour ces algues le nouveau genre *Brachiomonas*, dans lequel elles prennent place sous le nom de *B. submarina* et *B. gracilis*.

Nous avons rencontré la première de ces espèces, il y a une dizaine d'années, au laboratoire de Luc-sur-Mer, dans une eau qui séjournait depuis quelque temps au fond d'un bateau abandonné sur la grève ; son aspect singulier nous avait frappé et nous avons suivi son développement, sans réussir à observer la formation des gamètes. Cette lacune nous avait empêché de donner immédiatement la diagnose de cette algue. Nos dessins s'étant ensuite égarés, nous avons reculé devant une description faite de souvenirs trop peu précis : tout au moins, pouvons-nous indiquer ce second habitat, dont pourront profiter ceux qui fréquentent le Laboratoire en question.

Signalons, en terminant cet historique, quelques données fournies incidemment sur les *Chlamydomonadinées* par le professeur Chodat de Genève. Ce savant, dont les travaux

(44) Francé : *Über die organisation von Chlorogonium* (Termesz. Füzetek., v. XX, 1897).

(45) Knut Bohlin : *Zur Morphologie und Biologie einzelliger Algen* (Öfversigt of. Kongl. Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar, 1897, n° 9, Stockholm, 1897).

sur les algues sont bien connus, décrit (46) quelques stades du *Chlamydomonas intermedius*, espèce très voisine du *Chlamydomonas Reinhardi* Dang. (1).

Nous devons encore signaler comme nouveautés : *Chl. pertusa* Chod., *Chl. stellata* Chod., *Pteromonas angulosa* Ch. (47). La première espèce se rapproche de *Ch. grandis* Stein, par la présence de deux pyrénoides, l'un antérieur, l'autre postérieur ; la fenêtre placée entre ces pyrénoides correspond sans doute à la place occupée par le noyau et le protoplasma incolore ; les deux autres espèces devront être l'objet de nouvelles études.

### MÉTHODES D'OBSERVATION

Les Chlamydomonadinées se rencontrent un peu partout ; on les trouve dans les mares, les réservoirs, les bassins de toutes sortes et même dans les sources. Quelques espèces affectionnent les eaux renfermant des substances organiques, d'autres recherchent les eaux de pluie ; elles sont tantôt mélangées à d'autres algues, tantôt à l'état de cultures presque pures. Si l'on connaît un bassin renfermant d'ordinaire plusieurs espèces, on réussira souvent à les obtenir séparément en variant les heures et les jours des récoltes.

Pour les méthodes de fixation et de montage, le lecteur consultera avec profit les livres spéciaux de technique histologique (2) ; nous nous bornerons dans ce court

(46) Chodat : *Matériaux pour servir à l'histoire des Protococcoidées* (Bulletin de l'herbier Boissier, vol. II, n° 9, 1894).

(1) Mon *Chlamydomonas intermedius* est peut-être votre *Ch. Reinhardi* (lettre ouverte à l'auteur).

(47) Chodat : *Matériaux pour servir à l'histoire des Protococcoidées* (Laboratoire de Botanique de l'Université de Genève, 3<sup>e</sup> série, IV<sup>e</sup> fascicule, 1896).

(2) Henneguy : *Traité des méthodes techniques de l'anatomie microscopique*. Paris, Octave Doin, 1887. — Zimmermann : *Die morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes*. Iena, 1896. Etc.

exposé à l'indication des procédés qui nous ont le mieux réussi.

Sauf de très rares exceptions, nos échantillons ont été fixés à l'alcool absolu soit immédiatement après la récolte, soit dans le courant des cultures, au moment que nous jugions le plus favorable ; pour quelques-unes, nous nous sommes servi du liquide de Flemming sans que les résultats aient été meilleurs. Le procédé suivant est commode : on promène à la surface de l'eau des cultures une lamelle qui se charge des algues venues en grand nombre au contact de l'air, et on plonge directement cette lamelle dans le liquide fixateur. En répétant l'opération plusieurs fois, on arrive à obtenir ainsi une quantité suffisante de matériaux pour l'étude.

Notre objectif principal était l'étude de la karyokinèse dans ces algues ; comme elles se multiplient avec une très grande rapidité, nous pensions qu'il était facile de rencontrer des noyaux en division. Or, en réalité, il faut souvent passer en revue des centaines d'individus avant de rencontrer un seul cas de mitose ; encore est-il nécessaire d'avoir choisi, pour la fixation, des cultures renfermant de nombreux sporanges en formation.

Pour la coloration et le montage, comme il s'agit de cellules isolées et très petites, il est nécessaire de prendre quelques légères précautions dans le transport des objets et leur désydratation ; on peut ainsi se dispenser d'avoir recours à l'inclusion dans la paraffine et à la méthode des coupes en série, si usitée en pareil cas. Nous prenons les dépôts accumulés au fond des cuvettes, après la fixation, avec une simple pipette, et nous les transportons dans un verre de montre où ils sont soumis à l'action des réactifs colorants.

A) La méthode qui nous a fourni les meilleurs résultats, surtout pour la distinction du protoplasma et du chloroleucite, consiste dans l'action successive du picro-

carmin et de l'hématoxyline ; mais il est plus commode et souvent aussi plus avantageux de verser dans la cuvette deux ou trois gouttes de picro-carmin de Weigert et d'ajouter aussitôt quelques cristaux d'hématoxyline. S'il s'agit de l'étude des noyaux en division, il y a grand avantage à employer des degrés variables de coloration ; cette remarque s'applique d'ailleurs également à la méthode suivante.

B) Dans une solution aqueuse de fuchsine acide, on place quelques cristaux d'hématoxyline : si la coloration est bien réussie, les stries du fuseau achromatique se voient avec la plus grande netteté, ainsi d'ailleurs que les chromosomes : ces derniers sont tellement distincts qu'il devient possible, malgré leur petitesse, de les compter.

C) Une double coloration avec le picro-carmin et le bleu de Löffler différencie nettement le protoplasma et le chloroleucite.

D) Après une double coloration au picro-carmin et à l'hématoxyline, le bleu de Löffler laisse le noyau et le protoplasma colorés en rose ; les pyrénoides prennent une couleur bleue.

E) Le mélange de bleu de Löffler et de fuchsine acide colore en bleu foncé les pyrénoides.

Les résultats sont d'ailleurs un peu variables selon la durée de la coloration et aussi selon la nature des individus.

F) Nous n'avons jamais réussi la méthode de Flemming au violet de gentiane, safranine et orange ; elle exige des manipulations nombreuses, dont quelques-unes d'une durée très courte, ce qui est presque impossible avec des cellules isolées ; pour l'employer avec succès, il aurait fallu avoir recours à l'inclusion dans la paraffine. En présence des belles préparations que nous obtenions autrement, nous avons renoncé à cette méthode.

G) La rubine S et la coccinine peuvent être employées avec succès pour colorer les pyrénoides.



On a recommandé récemment, pour l'étude des algues en préparations durables, un certain nombre de réactifs, tels que le rouge de Magdala seul ou associé au bleu d'aniline, etc. (1); après les avoir essayés, nous avons continué à donner la préférence aux méthodes indiquées plus haut, lorsqu'il s'agit des détails cellulaires.

Les objets colorés peuvent être examinés dans l'eau, dans la glycérine étendue, dans la glycérine gélatinée, etc.; ces divers milieux ont leur utilité pour certains détails; mais c'est encore le baume de Canada au xylol que nous préférons, lorsqu'il s'agit de conserver les préparations pour une étude ultérieure; les objets traités par l'hématoxyline et le picro-carmin conservent particulièrement bien leur coloration. La grande difficulté est d'obtenir une déshydratation suffisante; pendant les décantations que l'on est obligé de faire pour arriver à l'alcool absolu, beaucoup d'individus se perdent. Il est quelquefois utile, lorsqu'on ne dispose que d'un nombre restreint d'échantillons, de remplir la cuvette d'essence de girofle, lorsqu'on juge la déshydratation à peu près suffisante; on enlève ensuite l'excès d'essence de girofle, lorsque le dépôt est formé, et on transporte ce dernier directement dans le baume.

---

(1) Pfeiffer de Wellheim : *Préparation des algues d'eau douce*, traduction J. Chalon (Bulletin Société Belge de microscopie, t. XXIV).

## PREMIÈRE PARTIE

---

Cette première partie comprend la description des espèces que nous avons rencontrées depuis un an environ : elles sont assez nombreuses. Il est vrai que nous aurions pu nous borner, comme on le fait souvent dans les recherches histologiques, à l'étude de deux ou trois types, et ensuite généraliser. Nous ne regrettons pas d'avoir étendu nos observations au plus grand nombre possible de genres et d'espèces ; si, en effet, la karyokinèse se présente avec des caractères à peu près identiques partout, il n'en est pas de même de la structure proprement dite ; les descriptions les plus récentes ne peuvent donner qu'une idée incomplète et souvent inexacte des rapports du chloroleucite et du protoplasma ; elles ne laissent même pas soupçonner les grandes variations que l'on peut rencontrer dans une même espèce.

### GENRE CHLOROGONIUM.

Le genre *Chlorogonium* est celui qui devait prendre place naturellement en tête de ce travail ; il forme la transition entre les Flagellés incolores et les algues inférieures à chloroleucite différencié. Les auteurs qui l'ont étudié ont parlé simplement de chlorophylle dissoute dans le protoplasma ; Francé est le premier qui ait décrit des chloroleucites distincts (44) ; encore faut-il ajouter que les caractères qu'il leur attribue sont inexactes. Le degré de différenciation du protoplasma et du chloroleucite est variable dans les échantillons récoltés à différents endroits, et il est encore impossible, à l'heure actuelle, de se pro-

noncer sur la valeur de ces différences. Sont-elles fixes et par là même suffisantes pour caractériser des variétés ou même des espèces ? Il serait prématuré de répondre par l'affirmative.

*Chlorogonium euchlorum* Ehrb.

Le *Chlorogonium euchlorum* pouvant être considéré comme très voisin des Flagellés incolores, il était intéressant d'étudier avec détails la structure de cette algue et de voir comment la chlorophylle s'était introduite au sein du protoplasma.

Dans les plantes vertes, il existe des chloroleucites à forme déterminée ; or, tous les auteurs qui ont étudié les *Chlorogonium* ont complètement négligé de nous renseigner sur ces corps ; nous avons admis précédemment (29), à leur exemple, que le protoplasma est imprégné de chlorophylle.

Cependant, Francé a essayé de montrer que cette exception à une règle si générale était le résultat d'une observation insuffisante et trop superficielle : il avait raison, mais il est bon de remarquer que les renseignements qu'il nous donne sur les chloroleucites laissent beaucoup à désirer.

D'après lui, les chloroleucites se présentent tantôt sous la forme de disques, tantôt sous la forme de bandes ; celles-ci, au nombre de deux ou trois, s'enroulent en spirale sous la membrane, rappelant dans leur disposition celle que l'on trouve chez les *Spirogyra*. Les pyrénoides ne sont pas toujours situés à l'intérieur de ces bandes chlorophylliennes ; ils peuvent être placés dans l'intervalle qui les sépare, et tout à fait à la surface. L'auteur propose deux explications à cette anomalie : ou bien les pyrénoides peuvent se trouver quelquefois en dehors des chloroleucites, ce qui est peu vraisemblable ; ou bien il existe,

à l'extérieur des bandes, une couche pariétale chlorophyllienne ; le fait que les intervalles sont colorés faiblement en vert jaunâtre serait de nature à corroborer cette dernière opinion.

Tout cela est loin d'être clair : il devient difficile de savoir ce que sont en réalité les chloroleucites ; peut-être l'incertitude ancienne était-elle préférable, car les questions nouvelles qui se posent, tendent à ébranler des faits d'ordre général. Les pyrénoides n'ont jamais été signalés en dehors des chloroleucites : ceux-ci, d'autre part, ne sont pas décomposables en couche interne et couche limitante ; enfin les *Chlorogonium* auraient plusieurs chromatophores, alors que les autres genres de la même famille n'en ont qu'un.

Les observations de Francé sur la disposition du protoplasma des *Chlorogonium* sont plus acceptables ; il est toutefois nécessaire de les rectifier et de les compléter ; il faut également en supprimer certaines idées théoriques qui ne peuvent que les fausser.

Stein avait signalé déjà (22) un fin cordon protoplasmique qui, dans un sporange, relie les flagellums au segment antérieur et permet à la cellule-mère renfermant les zoospores de se mouvoir comme un individu ordinaire ; nous avons également figuré ce tractus protoplasmique dans notre premier travail (29). Francé insiste davantage sur cette disposition ; il parle d'un cordon protoplasmique axial, très fin aux deux extrémités de la cellule, plus épais au milieu ; on le reconnaît facilement à la partie antérieure du corps, mais il devient indistinct au niveau du chromatophore. Pour l'auteur, ce n'est pas un cordon plein ; ayant cru voir à son intérieur une ligne claire réfringente, il compare cette sorte de canal aux formations décrites par Kunstler chez les *Cryptomonas*. On sait que celui-ci attribuait à ces derniers une sorte de tube digestif dans lequel des bactéries et d'autres petits corps ana-

logues auraient pu être introduits et digérés (1) ; nous avons dit ailleurs notre avis au sujet de cette opinion (2). Francé se contente d'admettre qu'il n'est pas impossible que l'eau puisse circuler dans ce canal, encore la chose lui semble-t-elle peu probable.

Il nous faut encore ajouter que sous l'influence des idées de Fayod, Francé va beaucoup trop loin en comparant l'organisation d'un *Chlorogonium* à celle d'un spirosparte (3).

Le *Chlorogonium euchlorum* est fusiforme : l'extrémité postérieure du corps est en général terminée en pointe, alors que l'extrémité antérieure s'atténue fréquemment en un col cylindrique. Le diamètre de la cellule (8-12  $\mu$ ) est le 1/3 ou le 1/4 de la longueur totale (30-50  $\mu$ ). Sur les individus vivants, le protoplasme semble presque uniformément imprégné de chlorophylle : à peine trouve-t-on chez certaines zoospores un espace incolore à l'avant et à l'arrière, et quelquefois aussi vers le milieu, au niveau du noyau. Les flagellums ne dépassent guère la moitié de la longueur du corps ; ils sont formés par du protoplasme homogène et leur diamètre est sensiblement le même à la base et au sommet. Le point oculiforme, situé non loin de l'extrémité antérieure du corps, est allongé suivant l'axe et touche à la membrane ; presque à côté, se trouve une vacuole, relativement assez grosse, qui, d'après Klebs, n'est pas contractile ; mais il en existe d'autres au nombre

(1) Kunstler : *Recherches sur la morphologie des Flagellés* (Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, 3<sup>e</sup> série, 2<sup>e</sup> année, Paris, 1889).

(2) P.-A. Dangeard : *Contribution à l'étude des organismes inférieurs* (Le Botaniste, 2<sup>e</sup> série).

(3) Nun Chlorogonium wiederholt in grosseren Dimensionen in seiner organisation die structure der Spirosparte. Den Spirofibrillen entsprechen die Chlorophyllbänder, dem Axenfaden der longitudinale Axenstrang und den Anschwellungen des Axenfadens konnte man den Zellkern gegenüberstellen.

de 12-16, qui ont été découvertes par Krassiltschik (24); elles sont disséminées dans tout le corps; leur contraction se fait en moins d'une minute. On n'est pas d'accord sur le nombre des pyrénoides; nous en avons indiqué cinq ou six dans notre premier travail; Francé n'en a jamais rencontré davantage sur les individus qu'il a étudiés; cependant, Krassiltschik parle d'un nombre plus élevé (8-12). En réalité, les individus ordinaires en possèdent quatre ou cinq; mais dans les cellules-mères destinées à devenir soit des sporanges, soit des gamétoสปорanges, il en existe davantage et même quelquefois jusqu'à trente-deux.

*Structure de la cellule.* — Dans l'étude de la structure des *Chlorogonium*, nous devons établir une distinction entre les deux récoltes que nous avons examinées; sans nous prononcer sur la fixité des caractères différentiels qu'elles nous ont présentés, nous croyons utile cependant de les séparer dans la description.

*Variété α.* La première récolte a été faite en juillet dernier dans le bassin du Jardin botanique de Poitiers où l'eau est à peu près pure. Ayant remarqué de nombreuses divisions, nous avons fixé vers quatre heures du soir une partie de la récolte, destinant l'autre partie à des observations ultérieures. Le lendemain, la culture était formée en grande partie de zoospores ordinaires, le reste étant constitué par quelques sporanges. Le matin suivant, on ne trouvait plus guère que des gamétoสปорanges et des gamètes qui effectuaient leur copulation. C'est cette récolte qui nous a servi à faire la plupart de nos recherches sur le développement et sur la karyokinèse des *Chlorogonium*.

*Variété β.* La seconde récolte a été faite aux environs de Ségrie (Sarthe), au commencement d'octobre, dans une eau fortement chargée de substances organiques et contenant de nombreux Infusoires et Flagellés incolores. Nous avons recueilli l'eau verte dans une bouteille en

verre jaune foncé où elle séjourna pendant 48 heures environ. En établissant nos cultures dans des soucoupes, nous constatâmes que les zoospores étaient restées bien vivantes, malgré les conditions défavorables auxquelles elles venaient d'être soumises. Une partie fut fixée immédiatement, l'autre fut répartie dans des cuvettes: quel-

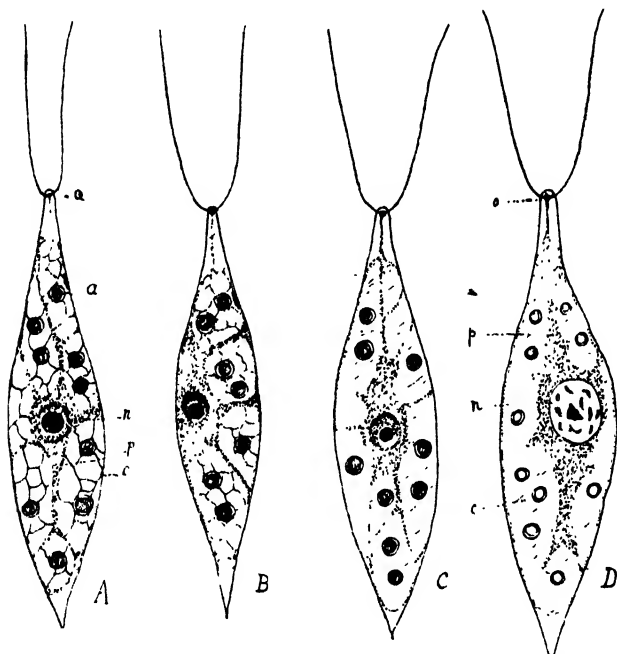


FIG. 1. — Structure du *Chlorogonium euchlorum* Ehrb. (Grossissement 1000.)

ques-unes des cultures furent additionnées d'un peu de jus de fumier. Nous avons réussi à conserver ainsi jusqu'à ce moment des zoospores vivantes.

Nous allons voir maintenant combien sont considérables les variations de structure de la cellule, dans une espèce considérée comme unique.

L'emploi des doubles colorations permet de distinguer dans la cellule de la variété  $\alpha$  deux éléments principaux

très distincts : un cordon de protoplasma qui se ramifie de façon variable et un chloroleucite massif (fig. 1).

La bande protoplasmique est située directement sous la membrane ; elle est donc pariétale. Vers le milieu du corps, elle présente un renflement qui contient le noyau n. (fig. 1, A, B). A partir de cet endroit, l'amas de protoplasma, au lieu de se prolonger simplement à l'avant et à l'arrière, donne fréquemment naissance à des trabécules qui rayonnent dans diverses directions (fig. 1, C) ; la plupart restent superficiels et peuvent s'anastomoser, traversant quelquefois la masse entière du chromatophore (B) ; ces trabécules viennent se réfléchir à l'avant et à l'arrière sur le chromatophore, avec une épaisseur variable.

Les deux flagellums sont en relation avec le protoplasma de la manière suivante : ils s'insèrent sur un petit nodule réfringent qui se colore sous l'action des réactifs nucléaires : de ce nodule part un filet mince de protoplasma ; ce filet va s'unir avec le réseau qui recouvre la partie antérieure du chromatophore ; par sa coloration plus foncée, il se voit souvent nettement au milieu du protoplasma ordinaire qui l'entoure. On sait que dans les branches des lamellibranches, par exemple, il existe à la base de chaque cil un renflement qui se comporte, vis-à-vis des divers réactifs colorants, comme un centrosome, et beaucoup d'auteurs se préoccupent actuellement d'établir les rapports entre les centrosomes et la formation des cils vibratiles chez les animaux et les végétaux (1) ; c'est ce qui rend particulièrement intéressant la présence du petit nodule que nous venons de signaler ; nous ne manquerons pas, dans la seconde partie de ce travail, d'indiquer son rôle et sa signification.

(1) Henneguy : *Sur le rapport des centrosomes avec les cils vibratiles* (Comptes rendus, Acad. sc., n° 13, mars 1898).



La structure intime du protoplasma est bien difficile à préciser ; elle semble le plus souvent homogène et dense comme celle des flagellums, surtout au voisinage du noyau ; lorsque les trabécules se croisent, se juxtaposent ou se ramifient, on peut avoir une apparence réticulée. Lorsqu'on traite des zoospores simplement par l'iode, on voit nettement sur certains individus, à la partie antérieure du corps, un amas de petits granules serrés les uns contre les autres : le même aspect existe quelquefois à la partie postérieure de la cellule, au-dessous du chromatophore ; nous ne retrouvons plus ces granules après l'action des réactifs colorants ordinaires, de telle sorte que l'on pourrait se demander s'ils font partie de la constitution intime du protoplasma ou s'ils correspondent seulement à un produit de son activité.

Nous avons cité cet exemple pour montrer combien il est difficile parfois d'interpréter la structure du protoplasma ; ce n'est pas le lieu d'indiquer ici les nombreuses théories émises à ce sujet. Strasburger, dont l'autorité en histologie est indiscutée, ne distingue plus, il est vrai, que le protoplasma filaire qui préside aux mouvements externes et internes de la cellule et le protoplasma alvéolaire affecté plus spécialement aux phénomènes de nutrition (1). Dans la pratique, cette distinction nous semble insuffisante ; aussi croyons-nous utile d'indiquer le sens des diverses qualifications que nous serons amené à donner au protoplasma dans cette étude des Chlamydomonadinées.

Nous considérons le protoplasma du corps comme une substance homogène au même titre que celle qui constitue les flagellums : nos moyens actuels d'investigation ne permettent pas de la résoudre en ses molécules.

(1) Strasburger : *Die pflanzlichen Zellhäute* (Jahrb. f. wissenschaft. Botanik, Bd XXXI, Heft 4, 1898)

Le protoplasma, outre une certaine quantité d'eau d'hydratation qui est incorporée à sa masse sans en rompre l'homogénéité, en renferme souvent à l'état de fines gouttelettes : il est alors *vacuolaire*. Il peut contenir aussi des enclaves qui proviennent de son activité fonctionnelle ; ce sont, par exemple, des granules albuminoïdes ; il est alors plus ou moins grossièrement *granuleux* ; avec des grains d'amidon ou des globules oléagineux, le protoplasma aura l'aspect *alvéolaire*. S'il montre des stries comme dans le fuseau achromatique, on dira que le protoplasma est devenu *filaire*.

Nous ajouterons que le protoplasma est plus ou moins chromatophile ; il l'est quelquefois à un très haut degré, comme nous le verrons dans certains cas pour celui qui entoure directement le noyau ; il reste presque incolore dans les chloroleucites et les flagellums.

Dans la famille que nous étudions, il n'est pas rare de trouver dans le cytoplasme des grains chromatiques qui se colorent d'une façon aussi intense que le nucléole.

Disons tout de suite que dans la variété  $\alpha$  du *Chlorogonium*, le protoplasma est très sensible aux réactifs colorants : avec le picro-carmin et l'hématoxyline, il devient rouge ou violet, selon la durée et le mode d'emploi de cette double coloration.

Cette coloration permet de distinguer nettement le chloroleucite ; celui-ci est massif et volumineux. Nous savons déjà que Francé attribue plusieurs chloroleucites spiralés aux *Chlorogonium* ; Klebs (27, p. 339), évite prudemment de se prononcer sur la présence d'un ou plusieurs chromatophores : « Der Form des Körpers entsprechend findet sich eine gleichmässig grüne Chlorophyllschicht ; ob sie aus einem oder mehreren Chlorophyllträgern besteht ist nicht untersucht worden. » De son côté, Krassiltschik (24), en étant plus explicite, s'est trompé

en attribuant aux *Chlorogonium* de nombreux corps chlorophylliens : « Die Farbe des Körpers ist bei der ersten, sowie überhaupt bei den ersten Generationen eine lichtgrüne, bedingt von sehr feinen, dicht gedrängten chlorophyllkörnchen die das Protoplasma des Körpers durchsetzen. Bei den späteren und letzten Generationen wird die Farbe dunkelgrün und unter den etwas groben chlorophyllkörnchen, die den Körper ausfüllen, sind mehrere manchmal 8-12 ziemlich grosse, gleichfalls dunkelgrün gefärbte runde körpchen, dicht unter der Hülle zerstreut ».

Des trabécules de protoplasma peuvent, il est vrai, traverser le chromatophore et le diviser en îlots assez larges (fig. 1, B) ; mais la séparation n'est jamais complète, de sorte que l'on peut affirmer, sans crainte de se tromper, qu'il n'y a réellement qu'un seul chromatophore ; la distinction en deux moitiés situées l'une au-dessus, l'autre au-dessous du noyau et réunies par une bande étroite — disposition si prononcée dans le genre suivant : *Cercidium* — est à peine indiquée ici.

Le nombre des pyrénoides varie de quatre à trente-deux ; leur contour est sphérique ; la substance qui les constitue est homogène ; elle se colore très fortement par certains réactifs, comme la fuchsine acide, la coccinine, etc. ; autour de ces pyrénoides, se trouve une zone incolore, qui paraît ininterrompue : c'est de l'amidon.

Il existe aussi de l'amidon en granules nombreux, de forme elliptique ou globuleuse, de grosseur moyenne dans tout le chloroleucite. Si les colorations sont bonnes, on peut distinguer dans sa masse un réseau à mailles irrégulières, formées par des cloisons excessivement minces, colorées en rose faible (fig. 1, A-B) ; chaque pyrénoidé, en dehors de la couche d'amidon qui l'entoure, est limité par des cloisons de cette nature ; la structure du chloroleucite est donc, dans ce cas, nettement alvéolaire.

La structure qui vient d'être indiquée pour la variété  $\alpha$  ne se rencontre plus dans la variété  $\beta$ . Il nous est impossible, d'ailleurs, pour le moment, de dire si les différences constatées tiennent uniquement à des conditions de milieu ; en effet, notre première récolte a donné presque immédiatement naissance à des gamètes, et la seconde, après un mois de culture, ne présentait encore aucun individu de la variété  $\alpha$ .

Tandis que, dans cette dernière variété, les pyrénoides sont toujours très nettement visibles, même sur les individus vivants, dans la variété  $\beta$ , ils paraissent souvent manquer.

Les zoospores, examinées après un mois de culture, sont d'une belle couleur verte ; le protoplasma tout entier semble imprégné de chlorophylle (fig. 2, A-B) : on distingue cependant, à la partie antérieure, une sorte de ligne incolore qui, limitée par du protoplasma vert, ressemble à un petit canal ; quelquefois l'espace resté incolore est un peu plus large : un autre de même nature existe à la partie postérieure de la cellule ; enfin, vers le milieu, le noyau produit l'effet d'une très grosse vacuole (fig. 2, B) ; avec un peu d'attention, on constate que le centre de cette sorte de vacuole est occupé par un globule réfringent ; celui-ci correspond au nucléole (fig. 2, A).

Au niveau du point oculiforme, on voit souvent une ou deux vacuoles contractiles (fig. 2, A) ; d'autres se rencontrent en divers points du corps, mais toujours superficiellement. A l'intérieur du protoplasma vert, existent un grand nombre de granulations réfringentes : on pourrait croire qu'elles sont constituées par de l'amidon : cependant, lorsqu'on fait agir l'iode sur ces zoospores, quelques-unes seulement accusent la présence de grains amyacés ; la coloration varie du brun acajou au bleu de nuance faible ; les autres individus ne donnent avec le même réactif qu'une coloration jaunâtre ou rougeâtre. Quelque chose de

semblable se produit pour les pyrénoides; certaines zoospores montrent, sur le vivant, des globules qui par leur situation et leur grosseur correspondent à des pyrénoides (fig. 2, B); mais il nous a été souvent impossible de déceler à leur surface la moindre trace d'amidon; bien plus,

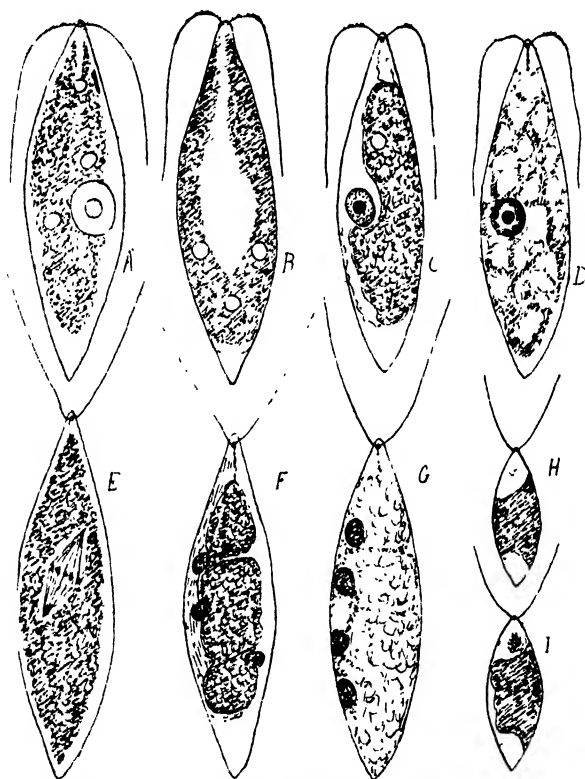


FIG. 2. — La variété  $\beta$  du *Chlorogonium euchlorum* Ehrb. (Grom, 1000.)

sur les individus fixés, les autres réactifs colorants, dont l'action est pourtant si efficace et si nette sur la variété  $\alpha$ , ne permettent généralement pas de les retrouver au sein du chloroleucite.

D'ailleurs, les doubles colorations, qui, dans toute la famille des Chlamydomonadinées, donnent si générale-

ment d'excellents résultats, sont ici impuissantes à établir une distinction nette entre le protoplasma proprement dit et le chromatophore; on pourrait même dire que leur action est inverse de celle qu'elles possèdent ordinairement. Ainsi, il n'est pas rare de voir le chloroleucite devenir chromatique, alors que le protoplasma qui occupe à peu près la même situation que dans la variété  $\beta$  reste presque incolore; le filet protoplasmique qui part du nodule se teinte toutefois davantage et devient ainsi reconnaissable; dans un seul cas, — il s'agissait très probablement d'un gamétosporange au stade quatre, — nous avons vu le protoplasma prendre une teinte rouge et le chloroleucite rester incolore (fig. 2, G); ce dernier ne montrait aucune trace de pyrénolide; d'autres gamétosporanges au même stade avaient leur protoplasma achromatophile (fig. 2, F).

Les observations qui précèdent s'appliquent aux individus conservés en culture jusqu'au commencement de novembre, puis étudiés à cette date: il en était quelques-uns qui montraient un réseau de substance chromatophile à mailles irrégulières, minces en certains endroits, épaisses en d'autres, l'intérieur des mailles restant incolore; aucune distinction entre le chloroleucite et le protoplasma n'existait, sauf pour le filet antérieur (fig. 2, D.)

Si nous examinons maintenant les caractères des zoospores fixées quarante-huit heures après leur séjour dans la bouteille qui avait servi à la récolte, nous trouvons d'autres particularités de structure intéressantes à mentionner.

Le noyau, en général, n'occupe plus une position médiane; il se trouve rapproché de la partie antérieure du corps (fig. 3). Le protoplasma et le chloroleucite sont chromatophiles, mais à des degrés différents; si le premier se colore en beau bleu, le second prendra une teinte plus claire; la distinction devient ainsi très nette: une mince zone de séparation se produit même assez fréquemment.

En général, le protoplasma possède une structure réticulée avec tous les passages à une structure homogène au moins par place; de son côté, le chloroleucite est le plus souvent homogène, avec tous les passages à un aspect réticulé ou étoilé (fig. 3); à l'intérieur du chloroleu-

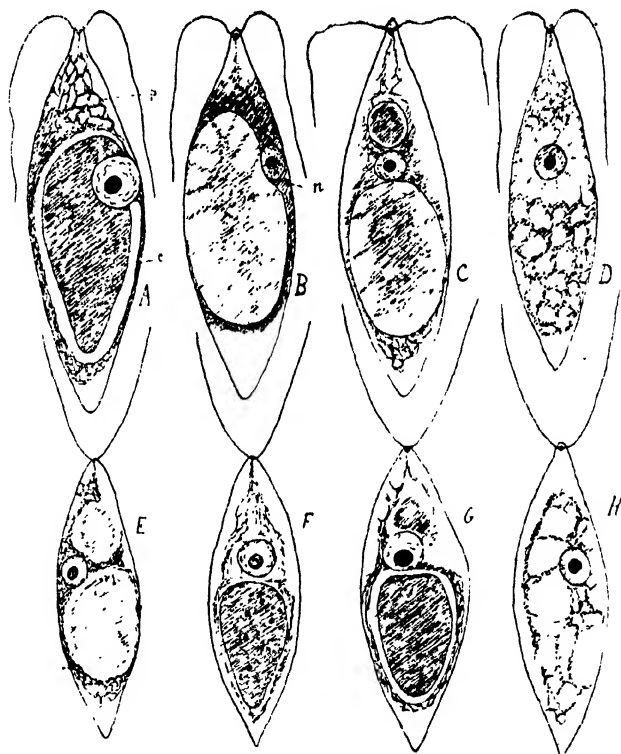


FIG. 3. — La variété  $\beta$  du *Chlorogonium euehlorum* Ehrb. (Gross. 1000.)

cite, nous avons parfois rencontré de petits corpuscules chromatophiles auréolés (fig. 3, F); leur nombre et leur taille ne permettent guère de les confondre avec des pyrénoides.

Nos diverses figures montrent bien la position du noyau par rapport au chromatophore; celui-ci quelquefois se

divise en deux parties, la supérieure étant de beaucoup la plus petite; il est vrai que l'apparence est due, dans certains cas, à une illusion d'optique causée par la présence du noyau; mais il est certain que la séparation en deux masses distinctes peut aussi se produire.

Quelques individus ne présentent point ces chloroleucites distincts; ils ont à leur place des réseaux chromatiques irréguliers qui se confondent avec ceux du protoplasma (fig. 3, D, H).

Dans les gamètes, les chloroleucites bien limités, et de forme assez irrégulière, occupent la partie médiane du corps; on distingue quelques granules brillants dans le protoplasma de la partie antérieure (fig. 2, H, I).

*Structure du noyau.* — Le noyau est situé dans le protoplasma vers le milieu du corps; il est assez gros. Dans la variété  $\alpha$ , le protoplasma étant chromatophile, il est souvent impossible d'établir la limite externe du noyau, lorsqu'on se sert de l'hématoxyline et du picro-carmin; il vaut mieux alors employer la fuchsine acide et l'hématoxyline; la substance nucléaire se colore en bleu et le protoplasma conserve fréquemment une teinte rose, ce qui permet de bien distinguer ces deux éléments. La substance nucléaire présente dans son aspect des modifications analogues à celles du protoplasma (fig. 1-3): elle se montre homogène en tout ou en partie, réticulée ou granuleuse; lorsqu'il existe des granules chromatiques, ceux-ci varient beaucoup en nombre et en grosseur; certains noyaux en possèdent une vingtaine; d'autres n'en montrent que trois ou quatre.

Il nous est arrivé de trouver à la limite du noyau des corpuscules chromatiques que nous avons pris tout d'abord pour des centrosomes; nous signalerons l'observation suivante qui s'est présentée avec toutes les garanties voulues d'exactitude. Il s'agissait d'un individu ayant subi une première bipartition (fig. 4, D); chaque noyau possédait un



gros nucléole bleu, entouré d'une mince zone achromatique; celle-ci était elle-même limitée par une couronne de substance nucléaire colorée en bleu comme le nucléole; l'un des noyaux montrait deux corpuscules analogues à des centrosomes, dont l'un tout au moins était engagé dans le nucléoplasme bleu; le second noyau n'avait de visible qu'un seul corpuscule. Il y a une certaine correspondance entre la position de ces éléments, lorsqu'ils existent, et celle que devraient occuper plus tard les centrosomes pendant la division indirecte. Néanmoins, après avoir hésité longtemps, nous croyons pouvoir dire qu'il n'y a pas lieu d'assimiler ces corps à des centrosomes; en effet, ils se rencontrent trop rarement dans le noyau à l'état de repos, et jamais nous n'avons réussi à les apercevoir nettement aux deux extrémités du fuseau nucléaire.

Le nucléole varie de diamètre : en général il est très gros; sa substance est homogène et très chromatique. Dans la variété  $\beta$ , le noyau offre la même structure; mais comme le protoplasma qui l'entoure reste en général incolore, sa surface est toujours très nette; il se colore en rouge, bleu ou rouge-violet, selon les réactifs employés; la substance nucléaire, sous l'action de l'iode, semble quelquefois se résoudre en fins granules; avec les doubles colorations et l'inclusion au baume ou à la glycérine, on ne distingue plus en général qu'une substance homogène.

*Reproduction asexuelle.* — Ce sont des cellules ordinaires qui se transforment en sporanges : ceux-ci donnent naissance le plus souvent à quatre, plus rarement à huit zoospores. Pendant cette formation, la cellule continue son mouvement; les zoospores deviennent fusiformes et, après s'être agitées quelque temps à l'intérieur de la cellule-mère, elles s'échappent au dehors par rupture de la membrane.

Etudions les diverses transformations qui se produisent à l'intérieur de la cellule-mère; elles sont particulièrement

intéressantes en ce qui concerne l'élément nucléaire.

Le noyau qui va entrer en division augmente sensiblement de volume: son nucléole, d'abord très gros, perd de sa densité et devient moins sensible à l'action des réactifs; une partie de sa substance l'abandonne sans qu'on sache exactement de quelle façon; il finit par disparaître complètement. La substance nucléaire comprend à cette phase préliminaire de la division des segments chromatiques festonnés d'abord nombreux et peut-être encore reliés les uns aux autres; finalement leur nombre se réduit à une dizaine qui correspondent aux chromosomes; la substance nucléaire dans laquelle ils sont plongés est achromatique (fig. 1, D).

Le noyau prend alors un contour elliptique; à son intérieur, on voit un fuseau achromatique, à l'équateur duquel sont rangés sur un plan les dix chromosomes (fig. 4, A). Il semble que la membrane nucléaire existe encore à ce moment; le cytoplasme très coloré qui entoure le noyau est en effet séparé du fuseau par un espace incolore bien délimité. Nous avons cherché vainement aux pôles du fuseau quelque chose qui ressemblât à un centrosome et à des stries radiaires; ces pôles sont très effilés et leur pointe vient s'appuyer à la surface même du cytoplasme (fig. 4, A).

La direction du fuseau achromatique est commandée en quelque sorte par la disposition du cytoplasme; celui-ci formant un cordon longitudinal, le fuseau achromatique est lui-même parallèle à l'axe (fig. 4, A, B).

Les chromosomes, au stade de la plaque équatoriale, ont la forme de granulations ou de courts bâtonnets; lorsque la plaque se présente de face, il est possible de les compter: sur nos dessins, nous avons quelquefois indiqué le nombre huit, mais plus souvent dix. On peut donc dire que le *Chlorogonium* possède une dizaine de chromosomes environ, dont les uns occupent la circonfé-

tence de la plaque équatoriale, alors que les autres se trouvent à son centre; cet aspect pourrait être confondu

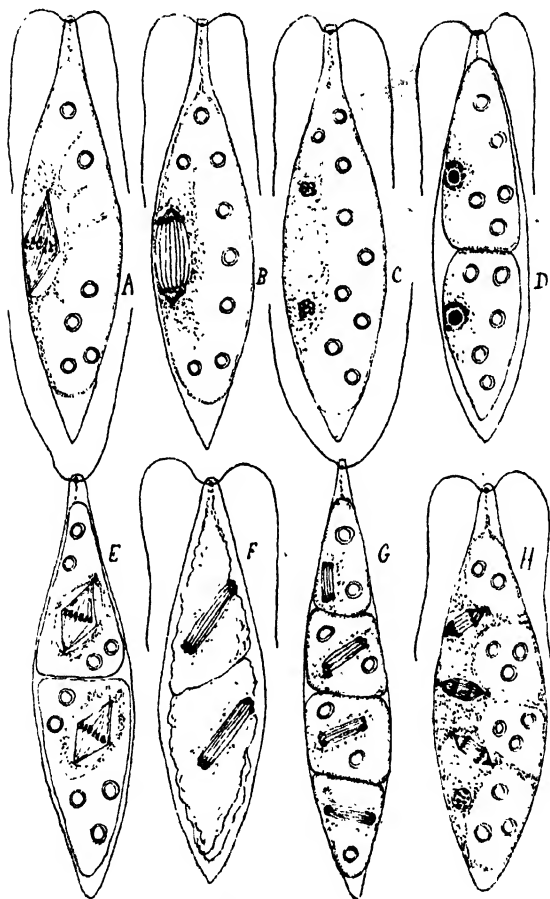


FIG. 4. — La formation des zoospores dans le sporange. (Gross. 1000.)

facilement avec celui d'un noyau au repos. Lorsqu'on voit la plaque nucléaire de profil, ce qui est de beaucoup le cas le plus fréquent, il est impossible d'avoir une idée exacte du nombre des chromosomes; quatre ou cinq seu-

lement sont visibles, à la surface du cercle équatorial (fig. 4, A, B, E).

Les chromosomes se divisent bientôt en deux groupes qui cheminent en sens inverse vers les pôles du fuseau ; les stries que présente celui-ci sont nettement visibles, soit entre les deux groupes de chromosomes, soit entre chaque groupe et le pôle correspondant (fig. 4, A, B) ; la masse entière du fuseau est d'ailleurs compacte ; elle se colore en rouge faible par le picro-carmin et l'hématoxyline : elle reste à peu près incolore avec la fuchsine acide et l'hématoxyline, et montre alors nettement une dizaine de fils achromatiques.

Cette dernière coloration sert également à mieux définir la forme des chromosomes : d'après certains aspects de la phase tonnelet, on peut conjecturer que les segments chromatiques sont très probablement recourbés en anses. A l'anaphase, les chromosomes restent le plus souvent distincts ; parfois, cependant, ils s'unissent latéralement en formant un arc chromatique compact ; mais ce n'est peut-être là qu'une apparence.

Le fuseau achromatique, transformé pendant la phase tonnelet en un faisceau de filaments parallèles, commence à devenir moins distinct ; les chromosomes s'allongent et se contournent en un petit peloton qui ne montre aucune trace de membrane ; le nucléole lui-même n'a pas encore fait son apparition (fig. 4, C).

Avant la seconde bipartition, ces deux noyaux-filles passent à l'état de repos : ils reprennent leur structure normale et un gros nucléole en occupe le centre (fig. 4, D).

Nous croyons à l'absence des centrosomes pour les raisons suivantes ; à la métaphase, les pôles du fuseau sont très effilés et très nets jusqu'à leur pointe extrême qui s'appuie sur la membrane nucléaire. Tandis que les stries du fuseau achromatique se voient facilement, le cytoplasme ne montre jamais la moindre trace de radiations ; il

est d'aspect homogène. Nous avons aperçu quelquefois, il est vrai, une sorte de petit corpuscule réfringent à la phase tonnelet, en dehors de l'arc chromatique; sans doute, était-ce tout simplement une production quelconque sans importance.

La grosseur du noyau, au moment de la métaphase, est peu différente de celle qu'il a au stade de la prophase, alors que la membrane nucléaire présente encore un double contour. On ne peut guère admettre, dans ces conditions, que la substance constitutive du fuseau puisse venir de l'extérieur; il serait plus naturel de penser qu'elle provient du nucléoplasme; entre le fuseau et la surface nucléaire, se trouve un espace incolore qui peut même exister au niveau de la plaque équatoriale; de plus, si le fuseau a une certaine sensibilité aux réactifs, il la doit sans doute au nucléole dont la substance a disparu dès la prophase, sans qu'on puisse connaître exactement son emploi. La séparation entre le protoplasma et la surface du noyau en mitose devient indistincte à l'anaphase; le cytoplasma vient au contact direct du tonnelet (fig. 4, F, G).

Pendant la reconstitution des deux noyaux-filles, une cloison protoplasmique traverse le chromatophore perpendiculairement à l'axe du fuseau nucléaire; elle présente d'abord les réactions du cytoplasme ordinaire, puis elle devient achromatique; c'est un ectoplasme qui se dédouble plus tard et se continue avec celui qui recouvre toute la surface des deux moitiés cellulaires sous la membrane commune.

Les deux noyaux à l'état de repos montrent les divers aspects que nous avons signalés pour le noyau unique; puis ils subissent une seconde mitose qui présente tous les caractères de la première; nous observerons simplement que les fuseaux nucléaires sont quelquefois exactement parallèles à l'axe; plus souvent, ils font avec cet axe un

angle aigu ; cette direction est toujours liée à la disposition du cordon protoplasmique. Une cloison de cytoplasme indique la ligne de séparation des nouvelles zoospores ; elle apparaît de bonne heure, souvent dès la fin de la première division ; elle se dédouble, après qu'elle a perdu ses propriétés chromatiques ; l'ectoplasme se transforme ensuite directement en membrane. Pour que toute la surface du corps puisse être recouverte d'un ectoplasme, il faut naturellement qu'à un moment donné, le protoplasma puisse s'étendre sur tout le chromatophore : cela se produit, semble-t-il, au moment de l'apparition des cloisons ; de là, le cytoplasme s'étend en couche très mince entre le chloroleucite et la membrane.

Lorsque les quatre noyaux provenant de ces deux bipartitions sont passés à l'état de repos et que les cloisons sont dédoublées, il ne reste plus aux zoospores qu'à prendre leur forme définitive en fuseau.

Le chromatophore ne montre aucun changement notable pendant toute la durée de ces divers phénomènes ; le nombre de ses pyrénoides n'éprouve même aucune modification appréciable ; selon qu'il était plus ou moins élevé dans la cellule-mère, les zoospores qui sortent du sporange auront de deux à cinq pyrénoides (fig. 5, F, G) ; quelques-unes, exceptionnellement, en possèdent jusqu'à huit.

On ne trouve que rarement dans les sporanges une troisième bipartition du noyau (fig. 4, G) ; la direction des fuseaux est alors variable ; les uns sont parallèles à l'axe ; les autres peuvent lui être perpendiculaires. Nous avons rencontré un sporange qui ne renfermait que sept zoospores au lieu de huit ; l'une d'elles possédait deux noyaux : les flagellums étaient déjà formés. On peut rapprocher de ce cas anormal celui d'un sporange à quatre zoospores dont l'une possédait deux noyaux.

Dans le grand nombre de sporanges que nous avons étudiés, il en est certains dans lesquels la division du

noyau est directe. Dans la figure 5, A, la partie supérieure du sporange contient deux noyaux qui sont au contact et renferment chacun un nucléole et trois granules chromatiques; la seconde moitié du sporange montre un seul noyau plus gros avec cinq ou six granules de chromatine; on ne rencontre rien de semblable avec la karyokinèse normale. La seconde figure B est encore plus démonstrative, puisque les deux noyaux supérieurs ne sont pas encore fragmentés complètement. Certains autres aspects (fig. 5, C) laissent prise au doute, car il est fort possible que les noyaux, éloignés d'abord l'un de l'autre par toute la longueur du fuseau nucléaire, puissent ensuite se rapprocher presque au contact. Toutefois, il est bien difficile de ne pas voir encore une fragmentation irrégulière dans l'aspect de la figure 5, E, aspect que nous avons retrouvé plusieurs fois dans nos préparations; dans certains noyaux, deux nucléoles semblent s'isoler, emportant chacun une moitié de la substance nucléaire incolore; quelques-uns ont un seul nucléole et deux granules chromatiques; un autre ne comprend que six granules chromatiques sans nucléole, etc. Ces sporanges étaient bien colorés; ils se trouvaient au milieu d'autres ayant une structure normale: il est dès lors difficile d'attribuer ces états anormaux à un accident de préparation; nous y verrions plutôt quelque chose d'analogue à ce qui se produit chez les organismes pluricellulaires.

Sans aller aussi loin que Vom Rath, qui dit que toute cellule se divisant directement à son arrêt de mort et ne se divisera plus, on peut admettre avec Flemming, Ziegler, etc., que la division directe est un phénomène de dégénérescence, qu'elle marque le terme d'une évolution: chez les végétaux, c'est dans les cellules âgées qu'elle s'observe (vieux entre-nœuds de *Tradescantia*, d'après Strasburger); elle semble avoir la même signification que chez les animaux.

Or, si nous nous reportons aux conditions de la culture qui a fourni ces matériaux, nous voyons que dès le lendemain, la reproduction sexuelle faisait place à la reproduction asexuelle ; l'espèce était arrivée au terme de son

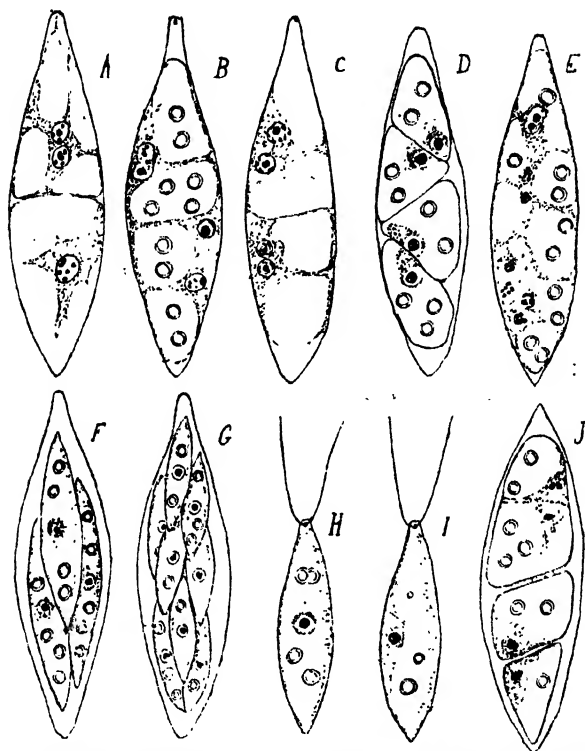


FIG. 5. — Divisions directes du noyau. Sporangies et zoospores. (Gross, 900.)

évolution végétative ; dès lors, nous trouvons toute naturelle l'existence de ces divisions directes qui nous avaient étonné tout d'abord ; mais une autre question se pose immédiatement.

Il serait bien intéressant de savoir ce que devenaient les zoospores provenant des sporangies à division directe : étaient-elles fatalement condamnées à la mort ?



Ou bien pouvaient-elles se développer en gamétosporanges ?

Lœvit croit que la division directe n'est pas toujours dégénérative ; ses études sur les corpuscules sanguins de l'écrevisse l'ont conduit à admettre l'existence d'une division directe régénérative. Verson a trouvé dans les testicules du *Bombyx mori* et d'autres Lépidoptères une grande cellule qui donne naissance aux cellules-mères séminales ; son noyau se divise directement : Ziegler et Vom Rath cherchent, il est vrai, à enlever toute valeur à cette observation, en objectant que la grande cellule ne fournit au testicule que des éléments de soutien (1).

En ce qui concerne les *Chlorogonium*, nous sommes tout disposé à croire à l'existence d'une division directe régénérative ; mais nous convenons que la question est délicate ; des cas de mort auraient pu à la rigueur se produire dans nos cultures, sans attirer notre attention.

*Reproduction sexuelle.* — Les gamétosporanges ressemblent extérieurement à des sporanges ordinaires : ils donnent naissance à huit, seize ou trente-deux gamètes (fig. 6, B, C, D) ; par exception, quelques-uns n'en fournissent que quatre (fig. 6, A).

Nous avons établi pour la variété  $\alpha$  deux séries de cultures, et comme elles ont présenté certaines différences, nous les examinerons séparément.

Le contenu de la récolte avait été distribué dans des soucoupes dont les unes furent placées à l'air libre sur le rebord de la fenêtre de notre laboratoire, alors que les autres étaient conservées à l'intérieur même de l'appartement.

Dans la première série, dès le surlendemain de la culture, on trouvait tous les individus transformés en gamétosporanges ; et les gamètes se trouvaient mis en liberté

(1) Consulter Henneguy : *Leçons sur la cellule*, Paris, 1896, p. 394-395.

par milliers ; la plupart étaient de forme sphérique ; quelques-uns seulement étaient fusiformes. Or, nous avons remarqué que les formes sphériques ne copulaient point entre elles ; l'union n'avait lieu en général qu'entre ga-

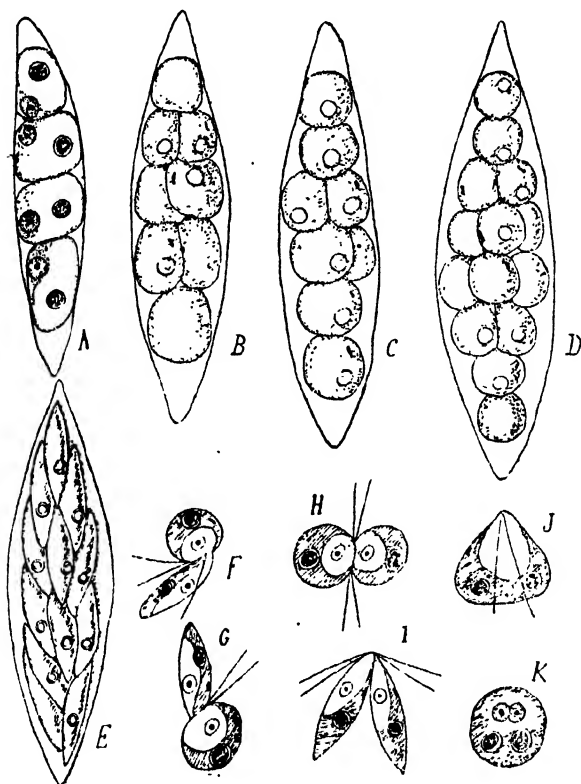


FIG. 6. — Gamétosporanges ; formation de l'œuf. (Gross. 1000.)

mètes de forme différente (fig. 6, F, G). Il y avait cependant quelques rares exceptions : on trouvait, par exemple, quelques couples constitués par des gamètes de l'une ou l'autre espèce (fig. 6, H, I). La proportion des gamétosporanges produisant des individus sphériques était bien supérieure à l'autre.

La copulation durait longtemps ; les gamètes restaient accouplés plus d'une demi-heure, parfois plus d'une heure avant d'effectuer leur union ; il n'y avait aucun abandon de membrane ; ces zoospores sexuées sont nues.

Dans la seconde série, il n'y avait plus aucune différence entre les gamètes ; ils étaient tous fusiformes ; nous n'avons pas observé davantage de membrane au moment de l'union en zygote (fig. 6, J, K).

Nous concluons de là qu'il existe réellement une différence de sexe entre les gamètes ; elle passe inaperçue lorsque ces gamètes se ressemblent extérieurement ; elle devient frappante, lorsque, pour une cause encore indéterminée, il se produit des gamétosporanges de deux sortes.

Les gamètes, quelle que soit leur forme, ont une structure identique ; dans ceux qui sont arrondis, le chromatophore est en croissant ; dans les autres, il forme une bande latérale qui s'étend d'une extrémité à l'autre du corps ; on n'y trouve jamais qu'un pyrénioïde, de sorte que le nombre des pyrénioïdes, dans une cellule-mère sexuée, correspond exactement à celui des gamètes.

On peut comprendre maintenant tout l'intérêt qu'il y aurait à savoir comment se comportent les deux pyrénioïdes du genre voisin *Cercidium* pendant sa reproduction sexuelle.

Si l'on s'en tient à notre description, qui est conforme à celles de Stein et de Klebs, on voit que les gamètes sont nus dans le *Chlorogonium euchlorum* ; toutefois, bien que ce caractère de la présence ou de l'absence d'une membrane, lors de la copulation, soit assez fixe dans la famille, nous n'osons pas nous prononcer sur l'exactitude des observations de Francé ; celui-ci, en effet, attribue à ces gamètes une membrane qu'elles abandonneraient lors de la copulation. Si le fait est vrai, l'espèce possède donc des gamètes de deux sortes.

Quoi qu'il en soit, l'œuf ne tarde pas à s'arrondir : la fusion des noyaux s'y opère ; mais les pyrénoides restent longtemps distincts, tout en ayant augmenté beaucoup de volume. Les œufs, d'abord verts et gorgés de grains d'amidon, prennent, au bout d'une dizaine de jours, une teinte jaunâtre, puis rougeâtre qui leur est communiquée par les réserves huileuses qui s'accumulent à l'intérieur. La membrane est d'abord simple : plus tard, elle se sépare en une endospore qui conserve l'aspect de la membrane primitive, et une exospore qui est striée ; ces stries sont dues aux couches concentriques dont elle est formée et qui restent souvent distinctes.

Revenons maintenant au gamétosporange encore indivis, et cherchons à quels caractères on pourrait le distinguer d'un sporange ordinaire.

L'étude de la structure nous fournit quelques indications qu'il est utile de ne pas négliger, les plus petits détails, en ces choses, pouvant nous mettre un jour sur la voie des conditions internes qui nécessitent l'intervention de la sexualité dans le développement d'un organisme.

Dans nos préparations, les gamétosporanges se distinguaient des sporanges ordinaires à trois caractères principaux : le nombre des pyrénoides, la disposition du cytoplasme, et la présence, dans ce dernier, de nombreux petits granules chromatiques.

Tandis que les sporanges ordinaires ont un nombre de pyrénoides qui varie en général de 4 à 12, les cellules-mères des gamètes peuvent en posséder jusqu'à trente-deux ; comme chaque gamète n'aura qu'un pyrénouide, ce nombre descend à quatre, huit ou seize, selon les gamétosporanges : il y a donc une certaine régularité que l'on n'observe pas dans les cellules-mères asexuées.

La disposition du cytoplasme dans les gamétosporanges diffère un peu de celle que nous avons étudiée dans les zoospores ordinaires ; les trabécules sont beaucoup plus

nombreux ; ils divisent le chromatophore en ilots qui renferment un ou plusieurs pyrénoides (fig. 7, A).

Dans le cytoplasme qui entoure le noyau et à l'intérieur de tous les trabécules, existent une quantité de petits granules chromatiques (fig. 7, A-E). On n'en trouve pas dans la substance même du chromatophore ; ce sont, à n'en pas douter, des réserves destinées aux nombreuses mitoses qui vont se produire dans ces cellules-mères ; on n'en rencontre plus dans les dernières bipartitions qui fournissent les gamètes.

La structure générale du cytoplasme est homogène ; celle du chloroleucite est alvéolaire ; on arrive même assez facilement à mettre en évidence le réseau à mailles fines, qui constitue la trame de ce dernier (fig. 7, G).

Les bipartitions du noyau, dans le gamétosporange, se font toutes suivant le mode indirect : la karyokinèse ressemble à celle que nous avons décrite dans les cellules-mères asexuées. Nous devons cependant faire remarquer une légère différence qui se manifeste aux dernières bipartitions : la limite de la surface nucléaire devient quelquefois indistincte, dès la métaphase ; de plus, la direction des fuseaux achromatiques, bien qu'étant toujours commandée par le mode de distribution du cytoplasme, n'est plus soumise à une règle fixe : ces fuseaux, au stade huit ou seize, sont orientés de façon quelconque. Cette disposition offre un avantage à l'observateur : elle lui permet de compter facilement les chromosomes, puisqu'un certain nombre de plaques équatoriales se présentent de face (fig. 7, F-G).

C'est ainsi que nous avons pu faire une constatation importante, qui confirme les idées que nous avons précédemment exposées sur la signification de la sexualité (1):

(1) P.-A. Dangeard : *L'influence du mode de nutrition dans l'évolution de la plante* (Le Botaniste, 6<sup>e</sup> série, 1898).

*Aucune réduction dans le nombre des chromosomes ne se produit avant la fécondation.*

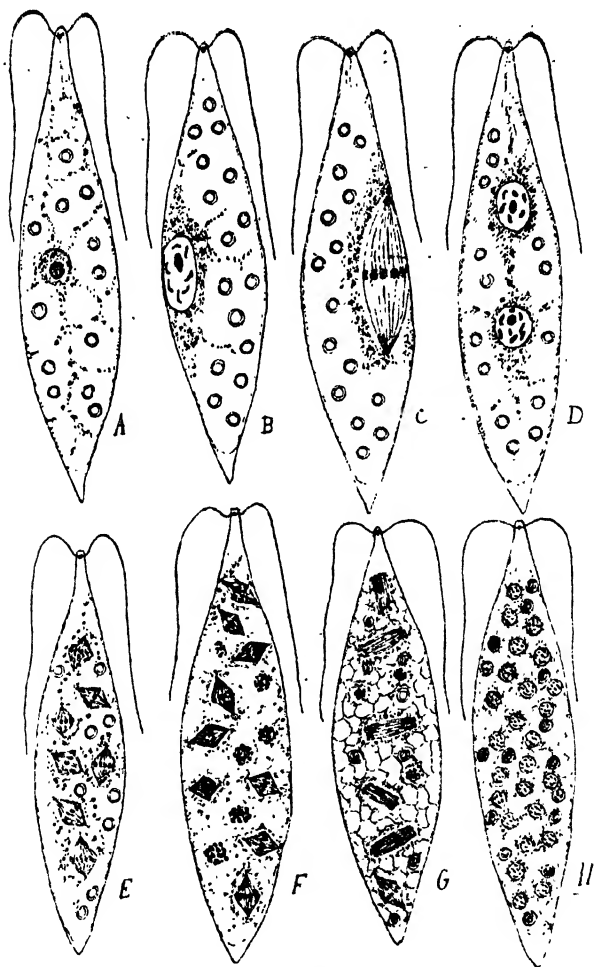


FIG. 7. — La karyokinèse dans les gamétosporanges. (Gross. 1000.)

Dans les sporanges, le nombre des chromosomes est d'une dizaine environ ; ce nombre se retrouve sans modi-

fication dans toutes les divisions du noyau, à l'intérieur du gamétosporange.

Comme l'observation ne prête à aucune doute, on peut en conclure que la réduction chromatique se produit à la germination de l'œuf : il nous a été impossible jusqu'ici de constater le fait directement.

Il semble qu'après chaque bipartition, les noyaux reviennent à l'état de repos ; il en est ainsi du moins pour la première bipartition (fig. 7, D) ; la vérification est moins commode pour les divisions ultérieures, et nous ne saurions être aussi affirmatif.

Nous voudrions encore signaler un point important dans le mode de formation des gamètes ; la bipartition du protoplasma, au lieu d'accompagner, comme dans les sporanges ordinaires, la division du noyau, montre un retard considérable ; tous les noyaux sont souvent déjà formés au nombre de huit, seize ou trente-deux, alors que le protoplasma ne présente encore qu'une simple échancrure transversale : on trouve des cellules-mères à protoplasma indivis, possédant déjà un grand nombre de noyaux (fig. 7, E-H).

L'existence d'une bipartition presque simultanée du cytoplasme dans les gamétosporanges est en désaccord avec les observations des divers auteurs qui ont étudié les *Chlorogonium*. En particulier, Stein (22) décrit, dans les sporanges ordinaires, une bipartition longitudinale du corps, alors qu'il attribue aux microsporangies une division transversale.

Nous pensons, malgré cela, ne pas nous tromper ; nous ne voyons rien, en effet, qui puisse avoir motivé une erreur de notre part.

Il est possible d'ailleurs, jusqu'à un certain point, de s'expliquer les raisons de cette différence dans le mode de formation des zoospores et des gamètes.

Si l'on admet qu'une partie tout au moins du proto-

plasma filaire est utilisée pour la formation des cloisons et de l'ectoplasme, il est facile de voir que cette substance manquerait rapidement pour la formation des nombreux fuseaux achromatiques, si elle devait en même temps être employée pour les cloisons et les membranes. On doit même admettre que pendant les divisions, cette substance peut se régénérer et augmenter de volume aux dépens du cytoplasme ordinaire et peut-être du chromatophore ; enfin, malgré cette régénération, sa quantité reste insuffisante à donner des membranes aux gamètes ; celles-ci sont nues.

Les noyaux des gamétosporanges possèdent quelquefois deux petits nucléoles inclus dans une substance nucléaire homogène et chromatique : un peu avant l'individualisation des gamètes, nous avons trouvé de beaux noyaux sphériques, contenant, au milieu d'une substance incolore, une dizaine de petites granulations chromatiques (fig. 7, H) ; un peu plus tard, dans les gamètes mêmes, les noyaux montrent un nucléole central et une substance nucléaire qui se colore dans son ensemble.

Les gamètes ne possèdent qu'un pyrénôïde ; nous voyons là une indication de la structure primitive dans le groupe des Chlamydomonadinées ; si les individus ordinaires possèdent plusieurs pyrénôïdes, c'est que la multiplication de ces corps a commencé de bonne heure en vue de la formation des sporanges et des gamétosporanges : le nombre est resté fixe dans les gamètes qui reviennent au type primordial ; il est devenu variable dans les cellules végétatives. Les zoospores qui sortent des sporanges ont de deux à huit pyrénôïdes ; nous avons cherché par quel moyen ces éléments augmentent de nombre dans la cellule. A côté de simples bipartitions que nous avons observées quelquefois, nous avons vu de petits corpuscules arrondis qui prennent naissance directement dans le chloroлецite, grossissent et possèdent toutes les réactions de la substance du pyrénôïde ; le



bleu de Löffler et la fuchsine acide sont de bons réactifs de ces éléments ; leur surface est d'abord dépourvue d'amidon ; plus tard, seulement, ils ont la structure ordinaire des pyrénoides. Ces corps peuvent donc non seulement se multiplier par division, mais encore provenir d'une nouvelle formation.

Les œufs qui résultent de l'union des gamètes grossissent et se recouvrent d'une double membrane ; l'endospore assez épaisse est recouverte d'une exospore ; la première prend avec l'iode une couleur verdâtre ou jaunâtre ; la seconde reste presque incolore. Ces œufs sont d'une couleur jaune d'or ou rougeâtre ; ils sont remplis de nombreux grains d'amidon globuleux ; vers le centre, se trouve un espace plus clair dans lequel on aperçoit un gros noyau nucléolé.

Tout ce qui précède, à moins d'indication contraire, s'applique à notre première récolte ; dans la variété  $\beta$ , les différences que nous avons constatées dans la structure des cellules se montrent également pendant la reproduction ; ainsi, dans les gamétosporanges, il est souvent impossible de faire la distinction entre le cytoplasme et le chloroleucite ; celui-ci parfois ne possède aucun pyrénoides visible. Nous avons rencontré quelques rares mitoses ; elles n'offrent rien de particulier.

#### GENRE CERCIDIUM.

L'espèce qui nous a servi à créer ce genre a été longtemps confondue avec le *Chlorogonium euchlorum* Ehrb. C'est ainsi que Schneider (13) et les auteurs qui l'ont précédé ne distinguaient qu'une forme. Stein (22) en représente deux : l'une plus allongée, l'autre plus large ; mais il ne songe pas à les séparer. Krassiltschick (24) ne s'occupe que de la forme à nombreux pyrénoides, et Klebs (27) figure et confond sous le même nom les individus à

deux pyrénoides et ceux qui en possèdent un grand nombre.

La distinction a été faite pour la première fois dans nos « Recherches sur les algues inférieures » (29). Le genre *Cercidium*, disions-nous, se distingue du genre *Chlorogonium* par les caractères suivants : le *Chlorogonium euchlorum* possède cinq ou six globules bleuissant légèrement par l'iode ; le *Cercidium elongatum* n'a que deux corpuscules amyliifères, l'un au-dessus, l'autre au-dessous du noyau ; le premier ne renferme que peu de chlorophylle dans son protoplasma, le second a une couleur verte très intense. Nous indiquions en même temps quelques autres caractères différentiels qui nous avaient frappé : la membrane du *Chlorogonium euchlorum* était restée insensible aux réactifs ordinaires de la cellulose, alors que celle du *Cercidium elongatum* se montrait nettement cellulosique.

Dans un travail récent, Francé (44), tout en reconnaissant la nécessité d'une distinction, n'accorde pas une valeur générique aux différences qui séparent les deux espèces, et il désigne la seconde sous le nom de *Chlorogonium elongatum* Dang.

Cette opinion est très soutenable : nous ferons remarquer cependant qu'il n'est pas invraisemblable que de nouvelles espèces soient créées plus tard aux dépens du type à nombreux pyrénoides ; il faudrait bien alors revenir à un genre ou à un sous-genre *Cercidium* : c'est ce qui nous a déterminé à le conserver provisoirement.

#### *Cercidium elongatum* Dang.

Cette espèce n'a été rencontrée dans nos récoltes qu'à l'état sporadique et mélangée à d'autres espèces, ce qui nous a empêché de suivre son développement complet ; nous avons dû nous borner à l'étude de sa structure.

Les zoospores sont très allongées en forme de navette ; leur longueur varie entre 30 et 60  $\mu$  et leur largeur est de 4 à 6  $\mu$ . Le stigma, en forme de bâtonnet, est situé au niveau du pyrénioïde antérieur, ou un peu au-dessus ; il existe plusieurs vacuoles contractiles disséminées dans toute la cellule à sa surface. Les deux flagellums ont une longueur égale à la moitié du corps environ.

Les erreurs que nous avons relevées à propos du *Chlorogonium euchlorum* se retrouvent ici, puisque la plupart des auteurs ont confondu les deux espèces et que Francé, tout en faisant la distinction, réunit leur structure dans une même description.

Il est inutile de rappeler à nouveau ces inexactitudes : nous nous bornerons à indiquer les rapports réels du cytoplasme et du chromatophore.

On peut se figurer ces derniers comme deux cordons parallèles entre eux et dirigés suivant l'axe du corps ; au milieu, à l'endroit où se trouve placé le noyau, le cordon protoplasmique se renfle et le chloroleucite se rétrécit d'une manière correspondante ; par contre, au-dessus et au-dessous, l'inverse se produit ; c'est le chloroleucite qui augmente de volume, alors que le cordon de protoplasma s'aplatit et se réduit à une mince couche pariétale ; à l'avant, cette couche s'étend sur le chromatophore et se continue par un tractus protoplasmique qui donne insertion aux flagellums (fig. 8, A-E). Le chromatophore est donc unique : il est constitué par deux moitiés massives réunies par un pont plus ou moins large ; sa forme est ainsi celle d'une haltère ; dans chaque moitié, se trouve logé un pyrénioïde assez gros ; il n'occupe jamais une position superficielle, en dehors du chromatophore. Il nous est arrivé d'observer sur le vivant une diminution remarquable dans le volume du chromatophore : ses deux moitiés se trouvaient réduites à de petites masses vertes ne présentant aucune trace de pyrénioïde (fig. 8, B) ; elles se trouvaient encore néanmoins

réunies par un tractus vert très long et très mince : le reste du corps était occupé par du protoplasma dans lequel se trouvaient plusieurs vacuoles.

Avec les doubles colorations au picro-carmin et à l'hématoxyline, la séparation entre le protoplasma et le chromatophore est nette; le cytoplasme se colore en rouge;

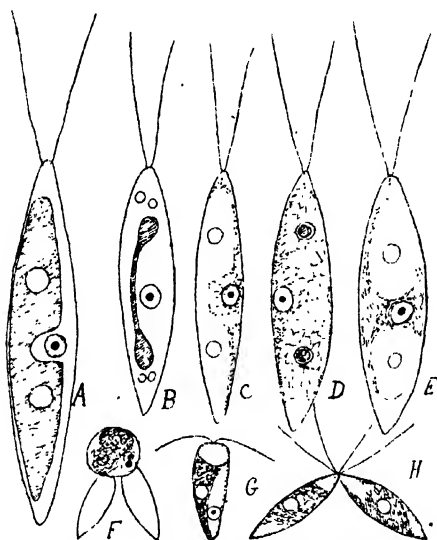


FIG. 8. — Le *Ceroidium elongatum*.

il a un aspect granuleux ou homogène; il peut montrer également une sorte de réticulum; à l'avant, existe un filet protoplasmique distinct qui part de l'endroit d'insertion des flagellums, exactement comme dans les *Chlorogonium*. La substance du chloroleucite reste incolore; elle est alvéolaire. Ces alvéoles contiennent des grains d'amidon. Chaque moitié du chloroleucite présente en son milieu un pyrénoloïde (fig. 8, D).

Le noyau n'offre rien de particulier; il est relative-

ment assez gros et sphérique : il possède une membrane nucléaire et un gros nucléole ; l'intervalle qui les sépare restait généralement incolore. Il est certain, toutefois, que dans des conditions d'observation meilleures, on constaterait toutes les modifications que nous avons signalées dans le genre *Chlorogonium*. Le noyau n'occupe pas le centre de la cellule, comme on l'a cru ; il est pariétal et situé dans le renflement cytoplasmique médian.

Le corps, qui est normalement fusiforme, peut subir des déformations remarquables, ainsi que nous l'avons dit dans notre premier travail ; il se renfle en son milieu ou à la partie postérieure du corps : d'autres fois, les flagellums disparaissent et l'une des extrémités se termine par une pointe, l'autre par un bâtonnet noueux hyalin. Francé a confirmé ces détails, et il signale lui-même quelques-uns de ces changements de forme.

Il reste maintenant à suivre le développement complet de l'espèce, comme nous l'avons fait pour le *Chlorogonium euchlorum* : on devra rechercher ce que deviennent les pyrénoides dans les cellules-mères ; il sera également nécessaire de mieux préciser la direction des bipartitions successives dans le sporange et le gamétosporange.

C'est ainsi, par exemple, que, dans notre premier travail, nous avons dit que les bipartitions du protoplasma pour la formation des zoospores ordinaires s'opéraient parallèlement à l'axe du corps ; nous avons rencontré quelques sporanges avec un aspect qui plaide en faveur de cette opinion ; mais il serait nécessaire de faire des observations plus complètes et de voir s'il y a là une distinction à faire entre les deux genres *Chlorogonium* et *Cercidium*.

Nous en dirons autant du mode de copulation des gamètes ; d'après nous, les gamètes du *Chlorogonium* se fusionnent latéralement à partir de l'extrémité antérieure ; ils forment, au début, un angle aigu dont les branches se rejoignent : nos recherches récentes ont confirmé l'exac-

titude de notre première description, même en ce qui concerne l'absence de membrane dont la présence est pourtant indiquée par Francé.

Dans le *Cercidium elongatum*, les deux gamètes restent, disions-nous, à peu près disposés suivant un même axe, et c'est par raccourcissement de ce même axe que l'ensemble prend une forme sphérique. Francé indique un autre mode de copulation avec des gamètes qui abandonnent leur membrane; nous avons rencontré quelque chose d'analogue (fig. 8, F, G, H) dans nos cultures, sans pouvoir établir un lien certain avec le *Cercidium elongatum*.

Nous signalons ces divergences à l'attention de ceux qui auront à leur disposition des cultures pures de cette espèce.

#### GENRE LOBOMONAS.

Ce nouveau genre est créé pour une espèce que nous avons rencontrée assez fréquemment aux environs de Poitiers; le corps présente à sa surface des lobes courts, d'où le nom générique (1); ces lobes sont plus ou moins nombreux, de forme irrégulière et de grosseur variable. Le genre *Brachiomonas* Bohlin (15) est le plus voisin de celui-ci: on y trouve des prolongements ailés au nombre de quatre, dans lesquels pénètre le protoplasma; ici l'aspect général, sauf la fixité de forme, est plutôt celui d'une amibe avec ses pseudopodes; le protoplasma pénètre également dans les lobes.

*Lobomonas Francei* sp. nov. (2).

Les zoospores ont un contour général pyriforme; elles

(1) Stein (22) a dessiné, pl. XV, fig. 17-18, deux individus ayant un aspect identique: il les considère, à tort, comme des zoospores de *Chlamydomonas pulvisculus* Ehrb.

(2) Dédié à Francé, auteur de plusieurs mémoires sur les algues inférieures.

possèdent deux flagellums qui sont de la longueur du corps dans les plus gros individus; à leur point d'insertion, se trouvent deux vacuoles contractiles; le pyrénioïde arrondi est central; un peu au-dessus et latéralement, existe un point oculiforme (fig. 9, A, B, C, D, E).

La grosseur ( $6-12\ \mu$ ) des zoospores varie dans la proportion de 1 à 3; les plus petites peuvent n'avoir que deux ou trois lobes; les plus grosses en ont jusqu'à dix. Quel-

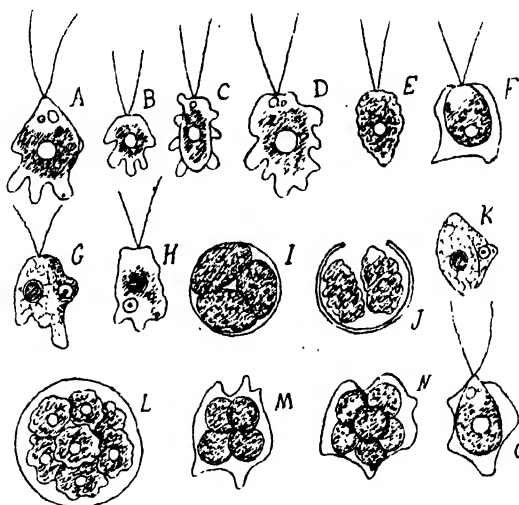


FIG. 9. — Le *Lobomonas Francci*: Structure et développement. (Gross. 1000-1100)

quefois le protoplasme se retire de l'intérieur des lobes, en se contractant, et l'aspect devient assez semblable à celui du *Phacotus angulosus* (fig. 9, F). Les zoospores n'étant recouvertes que par une membrane très mince, sont excessivement délicates; les cultures en chambre humide ne réussissent pas; au bout de quelques heures, tous les individus sont morts; aussi avons-nous été quelque temps sans pouvoir obtenir la multiplication de cette espèce; il nous a été assez difficile également d'étudier sa

structure, à cause de la petitesse des zoospores et de leur mélange avec d'autres organismes.

*Structure de la cellule.* — Sur le vivant, on voit bien que le chromatophore occupe la plus grande partie de la cellule, laissant incolores une partie des lobes et un espace plus ou moins grand à la partie antérieure et postérieure du corps ; sur les individus fixés et colorés par les méthodes ordinaires, on constate que le chloroleucite est massif ; il possède alors un contour net, et sa substance est, selon les individus, homogène ou alvéolaire, avec quelques aspects intermédiaires ; le pyrénôide, qui en occupe le centre, n'offre rien de particulier (fig. 9, G, K).

Le cytoplasme forme une sorte de calotte pariétale qui va d'une extrémité à l'autre de la cellule ; elle peut s'étendre latéralement, arrivant en s'amincissant à recouvrir tout le chromatophore.

Le noyau n'est visible qu'avec l'aide des réactifs. On éprouve quelque embarras à fixer sa position exacte, car il n'est pas très facile, dans les préparations de cette espèce, de distinguer sûrement la partie antérieure du corps de la partie postérieure.

D'après nos observations, ce noyau se trouve soit au-dessous du pyrénôide, soit à côté ; il est très petit ; on y distingue cependant une membrane nucléaire et un nucléole (fig. 9, G, K).

*Reproduction asexuelle.* — Elle se fait par des sporanges ; les zoospores passent à l'état de repos, s'arrondissent et, sous une membrane commune, donnent naissance à quatre ou huit nouveaux individus ; ceux-ci s'échappent par rupture de la membrane et commencent immédiatement leur mouvement (fig. 9, I, J, L) ; les lobes ne sont pas encore très marqués ; la surface du corps est simplement ondulée, et ces ondulations se remarquent même dans le sporange ; l'intérieur du corps est grossièrement granuleux. Quelquefois, la membrane du sporange n'est pas exacte-



ment sphérique; elle conserve la forme lobée de la zoospore (fig. 9, M, N).

La reproduction sexuelle n'a pas été observée jusqu'ici.

#### GENRE PHACOTUS.

Le genre *Phacotus*, tel que nous le comprenons, renferme deux espèces : *P. lenticularis* Stein et *Phacotus angulosus* Stein. Cette dernière espèce, comme nous l'avons fait remarquer dans l'historique, a été désignée par Seligo sous le nom de *Pteromonas alata*. Nous ne voyons pas la nécessité de conserver ce second genre : les deux espèces ne diffèrent guère que par l'épaisseur et la nature des valves; l'organisation générale et le développement se ressemblent; la forme du corps présente dans les deux espèces cette même particularité d'être aplatie en lentille.

##### 1° *Phacotus lenticularis* St.

On ne trouve généralement cette espèce qu'en individus isolés : il est rare de la recueillir en cultures pures : elle est le plus souvent mélangée à d'autres Chlamydomonadées. C'est ainsi que nous avons été obligé, dans l'étude de cette espèce, de profiter des individus isolés que nous rencontrions çà et là dans nos préparations.

Les zoospores ont la forme d'une lentille biconvexe; la membrane est composée de deux valves épaisses, rugueuses, de couleur sombre; on peut arriver à y distinguer deux sortes de stries; les unes se voient lorsqu'on regarde chacune des valves par sa face interne; les autres se trouvent dans l'épaisseur même de la membrane qui est constituée par un certain nombre de couches concentriques. Ces détails ne peuvent se voir que sur les individus âgés; sur les jeunes zoospores, la membrane est mince, et au contact même du protoplasma; plus tard, elle en est sé-

parée par un large intervalle; elle n'adhère plus à celui-ci que par l'extrémité antérieure qui porte les flagellums.

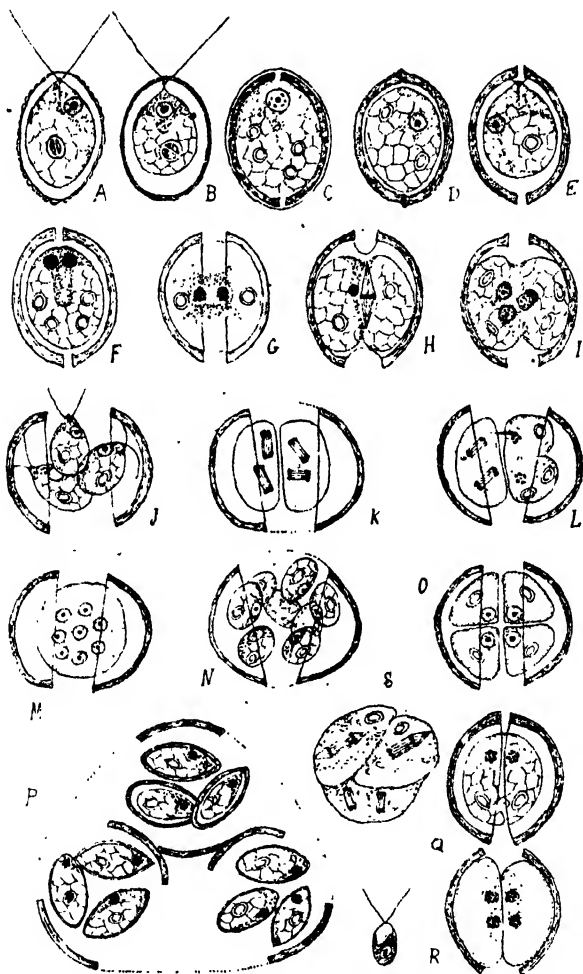


FIG. 10.— Le développement du *Phacotus angulosus*. (Gross, 900.)

*Structure de la cellule.* — La structure du corps n'a point encore été élucidée dans cette espèce; il a fallu jusqu'ici

se contenter de cette phrase vague, si souvent usitée pour ces algues inférieures : « *Protoplasma* coloré en vert par la chlorophylle ». On ne sait rien sur la quantité de cytoplasme renfermé dans la cellule ; on ne connaît pas davantage sa distribution.

Nos dessins permettent mieux qu'une longue description, de voir la disposition du cytoplasme dans le *Phacotus lenticularis* (fig. 10, A-E) ; il forme en général une sorte de calotte qui occupe la partie antérieure de la zoospore ; elle est parfois très mince, mais souvent aussi elle est plus développée et peut même se prolonger en croissant, sous la membrane, jusqu'à la partie postérieure du corps ; cette dernière disposition se rencontre surtout dans les jeunes zoospores qui proviennent d'une division récente.

Le cytoplasme est homogène ou granuleux ; il est fréquemment très chromatique, et se colore en bleu ou en rouge, selon la méthode employée. Nous avons vu également quelquefois une structure réticulée ; les mailles assez étroites étaient constituées par une substance homogène, semblable à celle des flagellums, et achromatique comme elle ; on observe d'ailleurs de nombreuses transitions.

Dans les bonnes préparations, on distingue, à l'endroit d'insertion des flagellums, un point plus coloré que le reste ; s'il n'a pas la valeur d'un nodule à contour net, comme celui des *Chlorogonium*, sa signification est la même, car on réussit à mettre en évidence sur certaines zoospores un petit filet qui part de ce point et va se continuer dans le cytoplasma, jusqu'au voisinage du noyau (fig. 10, A, E).

Le chromatophore est massif, il remplit tout l'espace laissé libre par le cytoplasme. On y trouve de gros grains d'amidon, logés dans autant d'alvéoles. Le nombre des pyrénoides est variable ; les jeunes zoospores n'en possèdent qu'un placé vers le centre du chloroleucite ; celles

qui sont plus âgées en ont trois ou quatre ; ces corps ont souvent un contour elliptique. Dans les pyrénoides ordinaires, le centre est formé par un globule homogène ; ici on trouve, sous la couche d'amidon, deux moitiés hémisphériques de substance chromatique, séparées par une ligne incolore (fig. 10, A, B).

Le noyau, à l'état de repos, n'offre rien de particulier : il est bien délimité dans le protoplasme, où il occupe une situation un peu variable : sa membrane possède un double contour, et il est nucléolé ; dans la substance nucléaire, souvent achromatique, on trouve, mais rarement, quelques granulations de chromatine.

*Reproduction asexuelle.* — Les sporanges donnent naissance à deux, quatre ou huit zoospores, quelquefois seize ; c'est le nombre quatre ou huit qui est le plus fréquent (fig. 10, J, N).

La cellule-mère commence par augmenter de volume ; son contenu remplit d'abord la cavité limitée par les valves, puis il écarte ces dernières.

La calotte antérieure cytoplasmique est devenue chromatique ; elle se prolonge inférieurement dans le plan médian longitudinal : c'est alors que se produit la première mitose. Le noyau occupe le centre de la calotte ; il a son fuseau achromatique perpendiculaire à l'axe du corps, les deux noyaux-filles se placent à droite et à gauche de cet axe ; ils se présentent après la division avec l'aspect d'une sphère incolore contenant des granules chromatiques (fig. 10, F, G, Q). Ce n'est qu'aux bipartitions suivantes que nous avons pu voir le détail de la division indirecte.

Le cytoplasme s'étend maintenant jusqu'à la partie postérieure du corps, divisant le chromatophore en deux moitiés ; chacune d'elles renferme deux pyrénoides.

La seconde bipartition est perpendiculaire à la première : les deux fuseaux achromatiques sont donc ordinairement

parallèles à l'axe du corps ; les noyaux-filles se trouvent ainsi occuper les quatre angles d'un quadrilatère (fig. 10, R). Toutefois, il y a des exceptions ; les dessins H, I, représentent un cas qui n'est pas isolé, dans lequel l'un des fuseaux est parallèle à l'axe, alors que le second lui est perpendiculaire.

On voit que les fuseaux achromatiques sont étroits et très allongés (fig. 10, H) ; leur pointe vient effleurer la surface du cytoplasme, comme dans les *Chlorogonium* ; les chromosomes sont au nombre de six environ.

Nous avons rencontré également à la troisième bipartition un sporange avec des divisions indirectes ; celles-ci étaient au stade tonnelet.

Les dessins K, L, montrent les quatre fuseaux achromatiques avec leurs groupes de chromosomes ; on voit que l'orientation de ces fuseaux n'est pas absolument régulière ; ils ont une tendance manifeste à se placer perpendiculairement à l'axe du corps ; en faisant tourner celui-ci sur lui-même, il arrive un moment où l'on peut apercevoir, de face, les huit groupes de chromosomes : ce qui produit l'impression de huit noyaux à l'état de repos ; le nombre des chromosomes est très limité ; comme ils sont très petits, il est difficile de les compter ; nous estimons leur nombre comme précédemment à six ou huit ; à ce moment, on aperçoit quatre pyrénoides occupant les sommets d'un rectangle. La bipartition du corps est en retard sur la division des noyaux ; ainsi, dans l'exemple précédent, alors que les huit noyaux-filles sont sur le point de passer à l'état de repos, la première bipartition du corps est seule terminée ; la seconde ne fait que commencer ; elle est indiquée par une échancrure (fig. 10, L). Quelquefois, le retard est encore plus grand, les huit noyaux étant formés, alors que le corps ne présente aucune trace de division (fig. 10, M). Les noyaux sont entourés par du protoplasma homogène, légèrement coloré par l'hématoxyline ; les

pôles de chaque fuseau se trouvent à la limite superficielle du protoplasma (fig. 10, S). On comprend que la disposition de celui-ci influe sur l'orientation des fuseaux achromatiques. Nous n'avons pas vu de centrosome. Des lames de protoplasma traversent le chloroleucite, le divisent et marquent la place des cloisons de séparation des zoospores.

Il faut remarquer également qu'à la surface de la cellule-mère, il se produit une substance gélatineuse qui amène un écartement souvent considérable des valves ; cette substance se dissout dans l'eau, et les zoospores peuvent sortir librement du sporange ; elles sont recouvertes d'une simple membrane (fig. 10, J) ; les valves n'apparaissent que plus tard.

Le *Phacotus lenticularis* forme des colonies palmelloïdes ; leur existence ne me paraît pas avoir été signalée jusqu'ici ; ces colonies débutent à la manière des sporanges ordinaires, mais la substance gélatineuse ne se dissout pas, et les cellules-filles restent incluses dans la cellule-mère ; elles s'y divisent à leur tour. Il se produit ainsi des amas plus ou moins volumineux dans lesquels il est facile de reconnaître les valves des diverses générations (fig. 10, P).

La gélatine qui réunit ces cellules est très difficile à colorer : cependant, nous avons noté que les fortes colorations à la fuchsine acide et à l'hématoxyline permettent de voir la limite de cette gelée ; elles conviennent également pour l'étude de la structure interne de la cellule.

#### GENRE CHLAMYDOMONAS.

Ce genre ne comprend plus, dans les travaux récents, que les espèces à deux flagellums ; on y plaçait autrefois en même temps celles qui ont quatre flagellums ; ces dernières sont rangées actuellement dans les *Carteria*.

1° *Chlamydomonas Monadina* Stein.

Cette espèce a été décrite par Goroschankin (32), sous le nom de *Ch. Braunii* ; nous n'avons pas cru devoir conserver ce nom, les deux figures données par Stein (22) étant suffisantes, à notre avis, pour caractériser cette algue. Goroschankin a eu du moins le mérite de fournir une bonne description du développement. Aux environs de Moscou, ce *Chlamydomonas* se rencontre dans les petites flaques des ruisseaux et dans les étangs, mais elle est beaucoup plus commune dans les mares d'eau de pluie où elle se développe abondamment ; elle communique à l'eau une couleur vert sombre et en même temps une odeur caractéristique qui se rapproche de celle de l'air ozonisé.

Nous avons recueilli cette espèce dans le grand bassin du jardin botanique de Poitiers, où elle était mélangée à un certain nombre d'autres algues inférieures ; en variant l'heure de nos récoltes, nous avons réussi plusieurs fois à l'obtenir à un état de pureté suffisant pour entreprendre des cultures ; ces cultures réussissent d'ailleurs très bien. Ainsi que l'a constaté Goroschankin, la formation des sporanges commence vers quatre ou cinq heures du soir, et elle se continue jusqu'au lendemain matin ; les zoospores formées le soir sont plus grosses que celles qui prennent naissance le matin.

Les zoospores sont de forme ellipsoïde ou sphérique ; leur grosseur atteint 18 et 20  $\mu$  ; mais elle peut devenir plus faible. Le corps est recouvert d'une membrane nette qui présente à l'avant une papille traversée par les deux flagellums ; ceux-ci ont en général une longueur égale à celle du corps, quelquefois, cependant, ils sont plus courts.

*Structure de la cellule.* — On distingue dans la cellule les parties suivantes : 1° le protoplasma incolore qui se trouve au-dessous du point d'insertion des flagellums :

non loin de cette insertion, se montrent les deux vacuoles contractiles, et plus bas existe un noyau qui est relativement assez gros ; 2° le chromatophore vert et massif avec son pyrénioïde ; 3° le point oculiforme placé à l'avant du corps.

Nous avons pu rectifier et compléter sur plusieurs points la description de Goroschankin, celui-ci s'est servi principalement de picro-carmin, réactif qui, employé seul, est peu recommandable ; en l'associant de diverses manières à l'hématoxyline, on obtient d'excellents résultats.

D'après Goroschankin, le protoplasma incolore occupe dans la cellule le milieu de la *partie antérieure* du corps, et il se termine à l'avant en pointe effilée. En réalité, le protoplasma occupe l'axe de la cellule aussi bien dans la partie postérieure que dans la partie antérieure du corps ; il est fréquemment étranglé au niveau du pyrénioïde ; nos dessins montrent mieux qu'une description les divers aspects sous lesquels il se montre (fig. 11, A, F), parfois, mais assez rarement, il envoie de fins trabécules au travers du chromatophore jusqu'à la membrane (fig. 11, E). Sa structure est assez difficile à caractériser : ainsi, sur certains individus, il est finement granuleux et vacuolaire ; sur d'autres, il est plus homogène et plus dense. On y trouve fréquemment et en assez grande abondance des granules de chromatine de grosseur variable ; ils sont placés en deux groupes à l'avant et à l'arrière, tout près de la surface du chromatophore ; ils jouent le rôle d'une substance de réserve, probablement au même titre que l'amidon. Les deux flagellums se continuent directement, après avoir traversé la papille, avec le protoplasma.

Le noyau, d'après Goroschankin, est une sphère homogène, ne présentant aucune trace de granulations ; au centre existe un nucléole très net ; il est placé au-dessus du pyrénioïde. En réalité, le noyau se trouve en général au niveau du pyrénioïde, rarement au-dessus : le pyrénioïde



s'enroule sur lui presque au contact; en ce qui concerne sa structure, nous devons remarquer également que la substance nucléaire n'est pas toujours homogène; elle renferme souvent des granulations chromatiques assez nombreuses.

Le chromatophore a été décrit comme ayant la forme d'une coupe dont le fond très épais occuperait la moitié postérieure du corps, alors que les bords iraient s'amin-

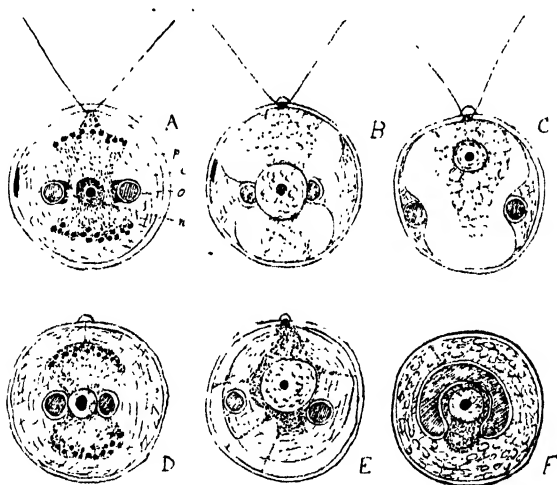


FIG. 11.— Structure des zoospores de *Chlamydomonas Monadina* St. (Gross, 1100.)

cissant vers le haut. Le pyrénocle occupe la partie épaissie du chromatophore : il est arrondi chez les jeunes individus ; mais le plus souvent il s'allonge transversalement ; il forme alors une sorte de fer à cheval disposé perpendiculairement à l'axe. Il suffit de jeter un coup d'œil sur les dessins de la figure 11 pour se rendre compte des modifications qu'il y a lieu d'apporter à la description du chromatophore : en effet, ce dernier occupe généralement tout l'espace compris entre le protoplasma et la membrane : il n'est donc pas épaissi dans sa partie postérieure ; c'est

une sorte de calotte dont l'épaisseur n'est pas la même en tous ses points; elle est interrompue au niveau de l'insertion des flagellums. La substance du chromatophore est criblée d'alvéoles, la grandeur de ces alvéoles est variable : c'est à leur intérieur que sont logés les grains d'amidon; sur certaines zoospores fixées le matin, on peut observer un large intervalle achromatique entre le protoplasma et le chromatophore; celui-ci a perdu ses alvéoles et l'on n'y distingue plus qu'une structure homogène et quelquefois un fin pointillé. Le pyrénioïde est entouré par une couche d'amidon; sa forme est celle d'un fer à cheval; c'est à son niveau que le chromatophore possède la plus grande épaisseur; la substance du pyrénioïde ne montre aucune différenciation appréciable.

Le point oculiforme allongé en bâtonnet est placé immédiatement sous la membrane; dans nos cultures, nous avons toujours remarqué qu'il était situé beaucoup plus bas que ne l'a représenté Goroschankin, soit au niveau même du pyrénioïde, soit un peu plus haut (fig. 11, A).

La position du noyau et celle du point oculiforme avaient déjà été fixées très exactement par Stein, dans les deux figures qu'il a données de cette espèce : nous ignorons si les divergences que nous venons de signaler dans la description des zoospores tiennent à une erreur d'observation ou à des différences réelles de structure; cependant, Goroschankin lui-même a reconnu l'identité de son *Chlamydomonas Braunii* et du *Chlamydomonas Monadina*.

*Reproduction asexuelle.* — La formation des sporanges commence le soir et elle se continue jusqu'au lendemain matin; depuis le moment où les cellules-mères deviennent immobiles jusqu'à la complète séparation des zoospores, il s'écoule, suivant Goroschankin, de trois à cinq heures.

La direction des cloisonnements, dans les *Chlamydomonas*, a été utilisée récemment par Dill (43), pour grouper les espèces; c'est ainsi que le *C. Monadina* se trouve

réuni avec le *C. longistigma* Dill et *Ch. glæocystiformis* Dill dans une section ainsi caractérisée. La première ligne de division au début est parallèle à l'axe ; elle devient finalement perpendiculaire à ce même axe, de telle sorte que, s'il se produit une seconde division, celle-ci est à la fois perpendiculaire à la première, tout en étant dirigée d'avant en arrière.

En ce qui concerne cette espèce, la conclusion est trop absolue ; il suffit pour s'en convaincre de considérer la figure 13, A, B ; la première division s'est produite parallèlement à l'axe, et chacune des deux moitiés s'est ensuite divisée en deux parties un peu obliquement à cet axe, mais en sens contraire ; un peu plus tard, à l'arrangement définitif dans les sporanges, les deux couples sont placés perpendiculairement l'un à l'autre ; en même temps les individus de chaque couple s'éloignent l'un de l'autre.

Ceci explique non seulement comment les quatre zoospores peuvent emporter chacune une partie du pyrénioïde, mais montre en même temps qu'une zoospore équivaut exactement au quart de la cellule entière, protoplasma et chromatophore compris.

On pourrait dire pour schématiser cette division que les deux plans de division sont parallèles à l'axe et perpendiculaires entre eux, et que c'est par une déviation qu'ils prennent des dispositions différentes : ces déviations ne sont que le résultat de l'orientation des fuseaux achromatiques, qui elle-même se trouve sous la dépendance du cytoplasme.

A la première bipartition, le noyau n'occupe plus le milieu du corps, au niveau du pyrénioïde ; il s'est rapproché de la partie antérieure et c'est là que s'opère la karyokinèse. Le cytoplasme remplit une grande chambre limitée ordinairement au contact du chromatophore, par une rangée de granules de chromatine. Le fuseau achromatique, qui est très développé, s'allonge dans cette chambre

perpendiculairement à l'axe du corps, et les deux pôles viennent affleurer la surface.

Nous devons mentionner spécialement ici une observation qui, bien qu'elle soit unique pour toute la famille des Chlamydomonadinées, n'en a pas moins son importance (fig. 12, A) ; elle ne tend rien moins qu'à faire admettre l'existence de centrosomes dans cette famille, malgré les centaines de résultats négatifs obtenus par ailleurs dans cette espèce et les autres genres étudiés dans ce travail.

La préparation avait été colorée à la fuchsine acide et à l'hématoxyline très rapidement ; les chromosomes avaient une belle couleur bleue ; le fuseau était teinté légèrement et montrait de nombreuses stries plus sombres ; à l'un des pôles du fuseau, on voyait *très nettement un tout petit corpuscule noir entouré d'une auréole claire et d'une zone externe légèrement teintée*. L'autre pôle était masqué par un repli du chromatophore.

Je n'ai jamais réussi à retrouver cet aspect, et cependant sa signification paraît nette.

Dans cette même cellule-mère, à l'intérieur du fuseau, nous avons trouvé en outre, presque au contact des chromosomes, deux corpuscules assez gros : ils sont à peine plus colorés que la substance même du fuseau, mais sont entourés d'une auréole claire qui les délimite ; de l'autre côté de la plaque équatoriale, un seul était visible. La nature et le rôle de ces corps nous échappent ; on a bien signalé çà et là des corps nucléolaires à l'intérieur du fuseau achromatique ; mais le nucléole de notre espèce n'a pas une grosseur suffisante pour donner naissance à ces corpuscules ; ceux-ci d'ailleurs n'ont pas les réactions de la chromatine. Nous ignorons si leur présence a quelque chose de général.

Le nombre des chromosomes est d'une trentaine environ ; ils sont disséminés sur toute l'étendue de la plaque

équatoriale ; ils se présentent sous la forme de courts bâtonnets ; en regardant une plaque équatoriale de face, nous en avons vu un sur les bords qui était recourbé en anse.

On ne saurait rien dire de précis sur le dédoublement

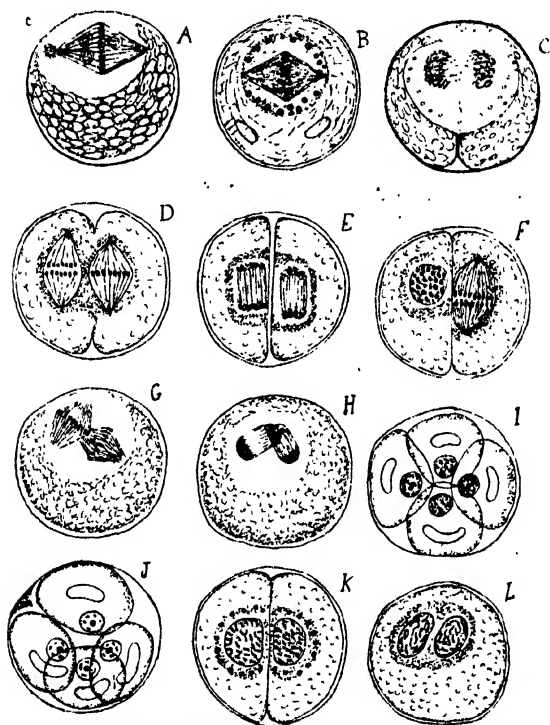


FIG. 12. — La karyokinèse dans le sporange. (Gross. 1100.

de corpuscules aussi petits (fig. 12, B) ; il nous a été impossible également de savoir à quel moment disparaissait la membrane nucléaire ; le protoplasma est le plus souvent au contact direct du fuseau.

Les noyaux-filles reconstitués sont encore très gros relativement : on y distingue des granulations chroma-

tiques nombreuses (fig. 12, C) ; il sont assez rapprochés l'un de l'autre à la partie antérieure du corps ; à ce moment, la division longitudinale est à peine indiquée : il se fait dans le chromatophore une échancrure qui se continue ensuite dans le protoplasma par une ligne incolore.

La seconde bipartition du noyau ne tarde pas à se produire ; c'est à ce moment que l'on observe le plus de divisions indirectes ; nous en avons représenté les divers stades fig. 12 (D, E, F, G, H). On y voit la plaque équatoriale encore indivise, puis les deux groupes de chromosomes qui s'éloignent en sens inverse ; à l'anaphase, il est visible que les chromosomes ne sont pas de simples granulations. Autour de chaque tonnelet, le protoplasma forme une couche homogène de faible épaisseur ; il nous est arrivé de constater qu'à la fin de la phase tonnelet, le groupement des chromosomes, qui affecte la forme d'une demi-lune, semble devenir homogène ; nous ne trouvons plus alors qu'une masse colorable, sans traces de granulations (fig. 12, H).

Les quatre noyaux-filles s'arrondissent et présentent la structure granuleuse ; au centre apparaît un petit nucléole qui augmente de volume par la suite (fig. 12, I, H).

En considérant les deux fuseaux chromatiques à cette seconde division, on a l'explication des différences d'agencement des zoospores dans le sporange. En effet, à côté de fuseaux qui se disposent parallèlement l'un à l'autre, il en est d'autres qui se croisent, selon les exigences du cytoplasme : l'un des fuseaux peut rester perpendiculaire à l'axe longitudinal, alors que le second se place parallèlement à ce même axe ; il y a des cas intermédiaires.

Goroschankin pense que les pyrénoides disparaissent pendant la division, bien qu'il ne puisse certifier le fait.

Or, voici ce que nous avons observé. Au début de nos cultures, les individus étaient tous munis de pyrénoides très développés et très apparents ; au moment de la divi-

sion, ils s'allongeaient dans le sens transversal, de manière à faire un tour complet; mais en même temps, les deux bouts ne se trouvaient plus exactement dans le même plan. Ce pyrénioïde se divise en deux, puis en quatre, et chaque zoospore emporte un des fragments; aussi les jeunes zoospores, encore enfermées dans le sporange, ont-elles des pyrénioïdes ayant la forme de gros bâtonnets plus ou moins recourbés en arc; ils sont loin d'avoir leur orientation définitive (fig. 12, I, J).

En résumé, nous devons conclure que le pyrénioïde peut se diviser comme les autres parties du corps; chromatophore, protoplasma et noyau.

Mais les pyrénioïdes peuvent aussi apparaître par nouvelle formation dans une cellule; il est remarquable que les deux cas se produisent dans une même espèce; c'est pourtant ce qu'on observe chez le *Ch. Monadina*.

Vers la fin de nos cultures, on n'apercevait plus aucune trace du pyrénioïde pendant la division, même en se servant des réactifs les plus sensibles; on est donc autorisé à penser qu'il avait complètement disparu; par contre, le chromatophore est toujours resté très distinct du protoplasma.

*Reproduction sexuelle.* — La reproduction sexuelle dans cette espèce a été bien étudiée par Goroschankin; les gamètes sont de deux sortes: les macrogamètes qui représentent l'élément femelle et les microgamètes qui peuvent être considérés comme l'élément mâle. Les premiers naissent par deux ou par quatre dans les sporanges; les autres sont produits au nombre de huit, plus rarement de quatre dans la cellule-mère; leur organisation rappelle celle des individus asexués. La grosseur des macrogamètes oscille entre 20 et 29  $\mu$ ; celle des microgamètes est de 9 à 15  $\mu$ . On n'observe jamais la copulation de gamètes de même grosseur; elles s'assemblent par la partie antérieure et elles restent ainsi longtemps, souvent plus

d'une heure (fig. 13, G) ; puis les flagellums disparaissent et la fusion s'opère. Ces gamètes sont toujours entourés d'une membrane, et avant même la copulation, le protoplasma commence à se retirer de la partie postérieure du corps. Pour la fécondation, le contenu du gamète mâle

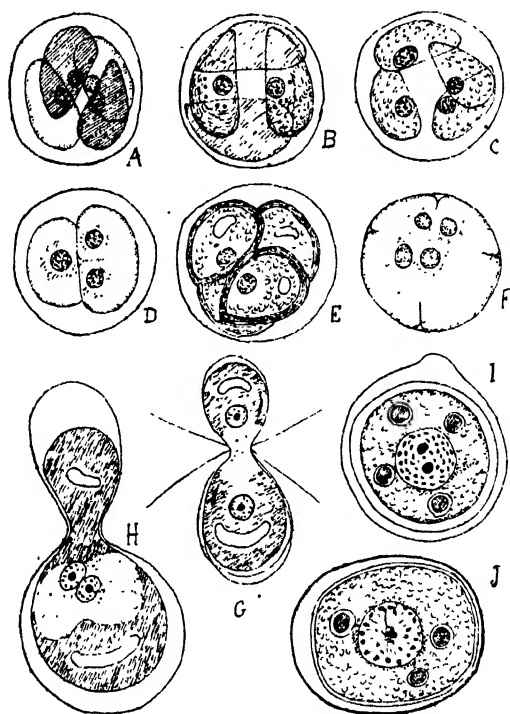


FIG. 13. — Sporangies et zygotes. (Gross. 1000.)

passé en entier dans la cellule femelle, où l'union se produit entre les protoplasmes et les noyaux (fig. 13, H). L'œuf est ainsi constitué à l'intérieur de la cellule-femelle.

Goroschankin a décrit et figuré l'union des noyaux ; nous pouvons ajouter quelques détails que nous avons pu voir à l'aide des doubles colorations ; le noyau sexuel provenant de l'union des deux noyaux, mâle et femelle,



est relativement très gros ; les deux nucléoles restent quelque temps distincts (fig. 13, I) ; ils sont entourés de nombreuses granulations chromatiques irrégulières ; plus tard, on trouve au centre un nucléole assez irrégulier et des sortes de stries rayonnantes, avec des granulations moins nombreuses et plus fines que les précédentes ; les deux chromatophores restent distincts et sont en général disposés parallèlement l'un à l'autre.

La germination des œufs a été obtenue par Goroschankin ; ils sont généralement englobés dans une substance brune gélatineuse et granuleuse, qui provient apparemment de la destruction des membranes primitives des macrogamètes et des microgamètes. La membrane des zygotes reste formée par un nombre plus ou moins élevé de couches concentriques, et le contenu jaune brun qu'elle renferme est rempli de grains d'amidon. Au moment de la germination, l'amidon disparaît, alors que la chlorophylle se montre à nouveau ; puis, les pyrénoides ayant disparu, l'œuf se trouve partagé en deux par une fine cloison, et dans chaque moitié, on voit deux grosses taches que Goroschankin a interprétées comme étant les nouveaux noyaux. Les deux cellules formées sont mises en liberté à l'état de zoospores, ou bien elles se divisent au préalable en quatre ou huit individus ; les zoospores qui proviennent de l'œuf sont toujours plus petites que les zoospores ordinaires ; elles sont arrondies et le point oculiforme est faiblement coloré ; le pyrénouide est presque sphérique ; mais les générations qui suivent reprennent la structure normale.

Goroschankin a encore observé dans cette espèce la germination de l'œuf en formations palmelloïdes déjà signalées par Cienkowski dans plusieurs *Chlamydomonas* ; lorsque ces cellules sont mises en liberté, elles ont une forme elliptique allongée ; le pyrénouide est arrondi, et on ne remarque aucune trace de point oculiforme.

2° *Chlamydomonas variabilis* sp. nov.

Nous avons rencontré cette espèce à la fin du mois de septembre dernier, à Ségrie (Sarthe), dans un lavoir alimenté directement par une source. Les zoospores étaient en petite quantité, de sorte que nous étions obligé de prendre l'eau dans de grandes cuvettes et d'attendre la formation d'un dépôt vert au fond des vases ; nous avons réussi, en décantant plusieurs fois, à obtenir des matériaux suffisants pour l'étude que nous voulions faire.

Nous avons procédé à une première fixation, le soir même de la récolte, vers 5 heures.

*Structure de la cellule.* — Les zoospores (15-20  $\mu$ ) sont de forme ovale ou elliptique, quelquefois même presque cylindrique : elles sont munies d'une papille qui intéresse à la fois la membrane et le protoplasma ; de ce dernier partent deux flagellums dont la longueur peut atteindre le double de celle du corps : le stigma est disciforme et situé sous la membrane, vers le milieu de la cellule ; il est parfois cependant placé un peu plus haut ou un peu plus bas. Contrairement à ce qui existe dans la plupart des autres Chlamydomonadinées, les zoospores sont dépourvues de pyrénôïde. Examinées à l'état vivant, elles paraissent colorées presque uniformément en vert, sauf quelquefois à la partie postérieure du corps (fig. 14, A). Les doubles colorations permettent de découvrir les variations de structure qui existent sous cette apparente uniformité ; ainsi, nous avons vu quelquefois le protoplasma occupant une chambre axiale au centre de laquelle se trouvait le noyau ; d'autres fois, la chambre se trouve reportée jusqu'à la partie postérieure du corps, au contact de la membrane, et elle n'est plus en communication avec la papille que par une trainée protoplasmique d'importance variable ; c'est cet amas protoplasmique postérieur qui correspond à l'espace in-

colore que nous avons signalé sur les individus vivants : outre le trabécule qui le relie à la papille, il en existe souvent d'autres qui traversent le chromatophore en divers sens (fig. 14, B, C, D, E, F).

Le chromatophore varie naturellement de forme avec la

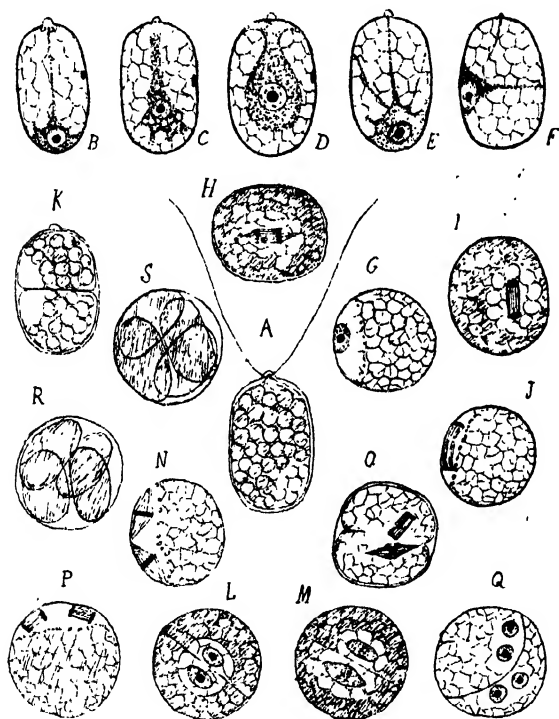


FIG. 14. — Structure et développement du *Chlamydomonas variabilis* sp. nov. (Gross, 900.)

disposition même du protoplasma ; il est rempli de grains d'amidon, et sa structure est alvéolaire. Le cytoplasme renferme souvent des globules plus ou moins gros qui sont de nature albuminoïde : du moins, ils jaunissent par l'iode.

*Reproduction asexuelle.* — Le lendemain matin, la plupart des zoospores de la culture étaient tombées au fond des

cuvettes et passées à l'état de sporanges ; chaque cellule-mère perd ses flagellums et donne naissance à quatre zoospores, plus rarement à deux seulement ; la première division est perpendiculaire à l'axe (fig. 14, K).

Dans les zoospores qui vont se transformer en cellules-mères, le protoplasma se localise vers le milieu du corps, directement sous la membrane ; il se continue parfois en un mince plancher transversal (fig. 14, E). On aperçoit, dans les cas les plus favorables, partant de la papille, un mince filet de protoplasma qui, continuant la base des flagellums, se dirige vers le noyau (fig. 14, F).

La division du noyau se fait par karyokinèse ; au moment où elle se produit, la chambre qui renferme l'élément nucléaire est souvent séparée du chromatophore par une ligne de petites granulations chromatiques ; elle est traversée par de minces filets de protoplasma peu coloré G ; les mailles de ce réseau peuvent renfermer des globules de nature albuminoïde. Le noyau à l'état de repos possède un nucléole entouré par une substance nucléaire d'aspect homogène se colorant en rose ou en bleu, selon les réactifs employés ; le fuseau nucléaire se forme parallèlement à l'axe ; sa longueur est limitée par celle de la chambre nucléaire, et il arrive même qu'il s'infléchit en arc sous la membrane (fig. 14, H, I, J). Le nombre des chromosomes est difficile à évaluer : nous pensons qu'il y en a une dizaine environ ; ils sont très petits et rapprochés les uns des autres. Nous avons vu les divers stades de la division indirecte ; ils ne présentent rien de particulier, et les granulations que nous avons parfois rencontrées aux pôles ne peuvent être interprétées avec certitude comme centrosomes ; leur présence n'a rien de constant ni de fixe.

Les deux noyaux-filles qui proviennent de cette première division passent à l'état de repos et ils reforment leur nucléole (fig. 14, L) ; la première ligne de bipartition

du corps commence à se former ; nous avons rencontré, quelquefois, deux nucléoles dans les noyaux, à ce stade.

A la seconde bipartition, les deux noyaux s'allongent et entrent à nouveau en karyokinèse : pour la formation du fuseau, la substance nucléaire est utilisée directement, sans apport sensible venant du cytoplasme ; le nucléole qui s'est creusé d'un espace clair au centre montre à sa périphérie des granulations chromatiques distinctes ; plus tard, le nucléole a complètement disparu, et on retrouve des granulations semblables au centre du fuseau naissant (fig. 14, M), mais elles ne sont pas encore orientées en plaque équatoriale. Les deux fuseaux se montrent avec des positions un peu différentes, selon les individus (fig. 14, O, N, P) : ces différences semblent tenir à l'exiguïté de la chambre nucléaire : tandis que l'un des fuseaux est parallèle à la première ligne de bipartition du corps, l'autre fait généralement un angle variable avec cette direction. Il résulte de cela que, dans le sporange, les deux couples de zoospores se croisent comme nous l'avons constaté un peu partout dans les autres espèces ; avant la seconde bipartition du corps, les quatre noyaux passent à l'état de repos et, à leur intérieur, un nouveau nucléole se reforme (fig. 14, Q).

Dans cette espèce, au moment de la division, le protoplasma n'est pas imprégné de chromatine : celle-ci se trouve dans la substance nucléaire et le nucléole ; il y a aussi, comme nous l'avons vu, quelques petits grains situés à la limite du cytoplasme.

Le *Chlamydomonas variabilis* se cultive mal ; le dépôt vert formé par tous ces sporanges en division est envahi rapidement par une foule d'infusoires et d'amibes qui le détruisent.

*3° Chlamydomonas Dilli* sp. nov. (1).

Cette espèce a été rencontrée dans les bassins de l'établissement Bruant, grand horticulteur à Poitiers.

Les zoospores (10-20  $\mu$ ) ont une forme elliptique; elles sont entourées d'une membrane nette; leur taille varie du simple au double; à l'avant se trouvent deux flagellums de la longueur du corps ou un peu plus longs, deux vacuoles contractiles et un point oculiforme.

*Structure de la cellule.* — Le protoplasma proprement dit est réticulaire, à mailles inégales: il se colore en bleu ou en rouge par les doubles colorations comme le noyau; dans certaines cultures, il reste complètement incolore; il occupe une bande de largeur variable, dirigée suivant l'axe du corps et en contact avec la membrane (fig. 15, A, B, C, D, E); sa surface se prolonge quelquefois en trabécules qui rayonnent tout autour; lorsque, sous l'influence d'une température et d'un éclairage convenables, le corps se remplit d'amidon, le protoplasma diminue graduellement jusqu'à disparition presque complète (fig. 15, M, N, O). Sur les zoospores ordinaires, le noyau occupe la partie postérieure du corps: il est situé dans le cordon protoplasmique longitudinal; il possède la structure ordinaire; on y distingue une membrane nucléaire et un nucléole; dans l'intervalle se trouve un hyaloplasme qui, sous l'action des réactifs, se montre homogène ou granuleux; au moment de la conjugaison, on y distingue des granulations chromatiques plus grosses. Le protoplasma renferme encore quelquefois des granules, semblables à ceux qui se rencontrent dans la plupart des espèces de cette famille; ils se colorent comme la chromatine du nucléole, mais beaucoup plus rapidement.

(1) Dédié à O. Dill, auteur d'un mémoire sur la famille des Chlamydomonadinées.

Le chromatophore s'étend dans tout l'espace qui n'est pas occupé par le cytoplasme; il est en général de beaucoup le plus important comme volume; sa sensibilité aux réactifs est faible; dans un mélange d'hématoxyline et de picro-carmin, il est érythrophile, ainsi que le pyrénioïde; le protoplasma proprement dit est cyanophile dans certaines cultures. Sa structure semble fibrillaire, mais avec un peu d'attention, on reconnaît qu'en réalité elle est alvéolaire, les alvéoles étant occupées chacune par un grain d'amidon. La substance du pyrénioïde n'est pas toujours homogène; on y distingue parfois un grand nombre de petits bâtonnets assemblés en peloton.

*Reproduction asexuelle.* — Le développement des sporanges a lieu de la manière suivante: les cellules-mères se divisent à l'état de repos, et les zoospores formées sont au nombre de deux ou de quatre: dans ce dernier cas, elles se croisent deux par deux (fig. 15, K); plus rarement, elles sont presque parallèles (fig. 15, X).

Au moment de la reproduction, le noyau éprouve quelques changements; il devient plus gros et des granules chromatiques apparaissent à son intérieur. Le plus souvent, le fuseau chromatique est situé au milieu du corps, sous la membrane (fig. 15, Q); par exception, il se trouve à la partie postérieure de la cellule. La culture qui nous a permis de suivre la karyokinèse dans cette espèce était composée d'individus dont le protoplasma était totalement achromatique; le fuseau lui-même restait incolore, de sorte que ses contours étaient peu accentués; les chromosomes, par contre, se détachaient nettement avec leur coloration foncée, surtout lorsqu'on employait la fuchsine acide et l'hématoxyline: nous en avons compté une dizaine sur les plaques équatoriales vues de face.

Nous avons observé tous les stades de la karyokinèse, soit dans les sporanges à deux zoospores, soit dans ceux qui donnent naissance à quatre individus.

Chez les premiers, lorsque les deux noyaux-filles sont reconstitués, ils passent à l'état de repos et montrent bientôt un nucléole; ils sont souvent très rapprochés l'un de l'autre, de telle sorte que nous avons d'abord pensé à une

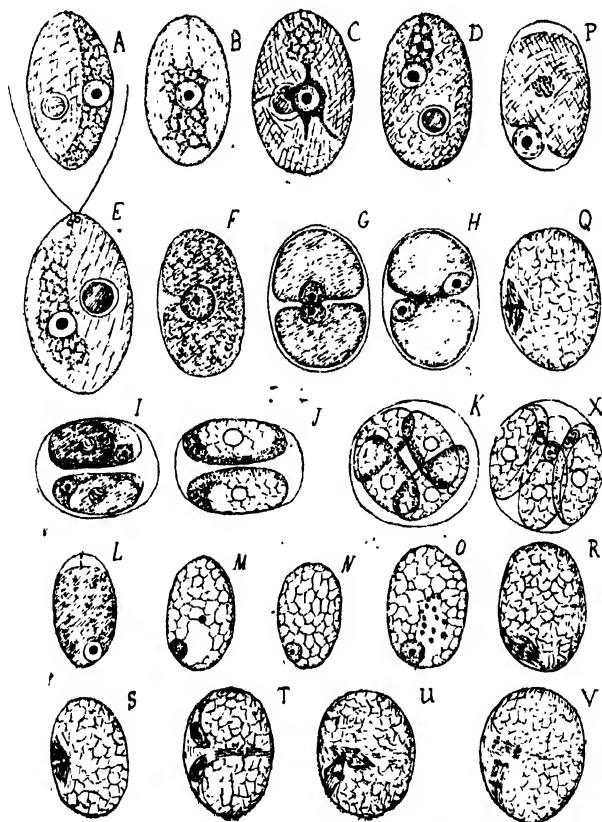


FIG. 16. — Structure et développement du *Chlamydomonas Dilli* sp. nov. (Gross, 900.)

division directe; à ce moment, la ligne transversale de séparation du corps en deux moitiés est indiquée; les noyaux de chaque moitié s'éloignent en sens contraire, suivant cette ligne; les deux bandes de protoplasma qui renferment les noyaux deviennent donc parallèles (fig. 15,



G, H, I). Il résulte de cette disposition que, dans le sporange, les deux zoospores sont orientées en sens inverse ; ajoutons cependant que quelquefois les deux noyaux se dirigent du même côté et qu'alors les deux zoospores sont placées dans le même sens.

Le pyrénioïde disparaît pendant la division du noyau ; mais dans le sporange, chacune des zoospores en reforme un nouveau très rapidement.

Lorsque la cellule-mère doit donner naissance à quatre zoospores, la première bipartition du noyau est bientôt suivie d'une seconde. Les deux noyaux-filles repassent toutefois à l'état de repos (fig. 15, T) ; il se produit ensuite deux fuseaux achromatiques qui se croisent (fig. 15, U, V). La seconde bipartition du corps paraît devoir se faire normalement dans le sens longitudinal ; elle est donc perpendiculaire à la première. Cependant, comme les fuseaux achromatiques sont à l'étroit dans l'amas cytoplasmique médian, on observe des déviations légères et sans importance. Les fuseaux sont quelquefois engagés plus ou moins dans la bande cytoplasmique transversale qui correspond à la première bipartition de la cellule-mère.

Le pyrénioïde cesse d'être visible pendant ces deux divisions successives ; sa substance se fond avec celle du chromatophore ; il réapparaît un nouveau corpuscule dans chacune des quatre cellules-filles. Celles-ci, dans le sporange, sont généralement orientées deux par deux en sens inverse.

*Reproduction sexuelle.* — La copulation des gamètes n'a pas été suivie dans cette espèce : il est probable cependant qu'ils sont nus, car nous n'avons jamais observé d'enveloppes quelconques autour des zygotes. Ayant pu fixer ceux-ci en grande quantité et à tous les états de développement, nous nous sommes attaché à bien saisir tous les détails de la fusion des noyaux.

Après l'union des gamètes, l'œuf s'arrondit et se recou-

vre d'une membrane; les deux chromatophores restent distincts avec leur structure propre; ils renferment des grains d'amidon placés dans les alvéoles; dans chacun d'eux, le pyrénoloïde est très apparent (fig. 16, A, B, C, D).

La copulation des noyaux s'effectue dans le sillon protoplasmique qui persiste, après l'union des zoospores, entre chaque chromatophore; ce sillon ou plutôt cette bande protoplasmique reste superficielle, de telle sorte que les noyaux se trouvent placés en contact avec la membrane; d'abord assez éloignés l'un de l'autre, ils se rapprochent peu à peu jusqu'au contact. Il nous est arrivé de voir deux noyaux encore assez éloignés prendre contact par un prolongement étroit de substance nucléaire, ce qui met hors de doute une attraction sexuelle (fig. 16, C). En général, les deux noyaux arrivés l'un près de l'autre fusionnent simplement leur masse; les deux nucléoles ne s'unissent qu'un peu plus tard; le contour du noyau sexuel, d'abord irrégulier, ne tarde pas à devenir sphérique; son gros nucléole se différencie souvent en une zone annulaire chromatique et une partie centrale incolore. Les doubles colorations n'indiquent aucune différence entre les noyaux en présence, soit comme grosseur, soit comme structure; dans la solution de picrocarmin et d'hématoxyline, le nucléoplasma, ordinairement homogène, se colore en rose et le nucléole en bleu foncé; quelquefois la structure est différente, et on distingue, avant comme après la fusion, des granulations chromatiques entre le nucléole et la membrane.

Une seule fois, nous avons rencontré un œuf formé par la réunion de trois gamètes: les noyaux et les chromatophores étaient encore distincts (fig. 16, H).

Au bout de quelques jours, ces œufs épaississent leur membrane qui se différencie en deux couches d'épaisseur à peu près égale; sur quelques-uns, l'endospore, qui continue à s'appliquer exactement sur le protoplasma, se

sépare de l'exospore, laissant entre les deux un certain intervalle (fig. 16, K). Il est impossible, à ce moment, de savoir exactement ce que sont devenus les chromatophores et les pyrénoides ; ces œufs sont bourrés de grains d'amidon ; ils sont colorés uniformément en vert par la chlorophylle ; toutefois, la couche qui est au contact immédiat de la membrane reste incolore ; dans quelques-uns de

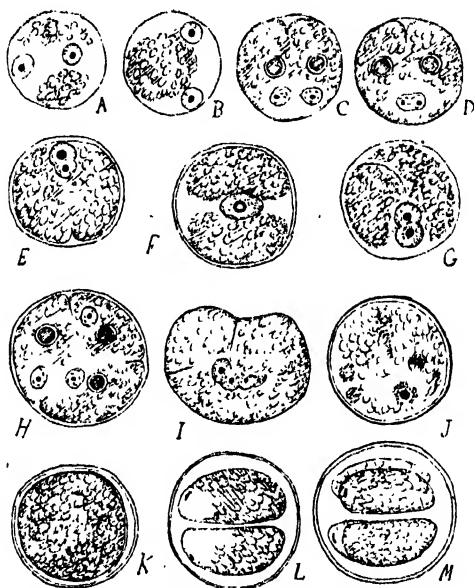


FIG. 16. — Formation de l'œuf et germination. (Gross. 900.)

ces œufs, il y a production d'une huile jaune et passage à l'état de repos.

Parmi ceux qui ont conservé leur couleur verte, la germination a commencé au bout d'une quinzaine de jours ; il se produit une première division suivie d'une seconde ; il en résulte quatre individus qui sont mis en liberté par rupture de la membrane (fig. 16, M) ; dans d'autres, on observe une troisième bipartition donnant naissance à huit cellules-filles. Ces cellules, dans nos cultures, ne

sont point passées immédiatement à l'état de zoospores.

Il faut remarquer, en effet, que cette espèce végète très bien sous l'eau au fond des cuvettes de culture ; il se produit là des colonies palmelloïdes de deux, quatre, huit individus et davantage, qui peuvent rester ainsi longtemps sans passer à l'état de zoospores ; c'est d'ailleurs ce qu'on observe dans beaucoup de Chlamydomonadinées. On ne retrouve plus dans ces cellules qu'une quantité insignifiante de cytoplasme achromatique ; la substance alvéolaire du chromatophore occupe presque entièrement tout le corps ; le noyau est repoussé à la partie postérieure au contact direct de la membrane ; parfois, quelques granules chromatiques marquent encore la limite de la chambre protoplasmique.

Ce qui nous a frappé le plus dans cette espèce, c'est la chromatophilie différente des cultures ; dans les premières récoltes, le cytoplasme, d'après nos notes, se colorait en bleu par le picro-carmin et l'hématoxyline ; il était abondant et formait un réticulum à mailles fines ; le chromatophore et le pyrénôïde conservaient une teinte rougeâtre ; le pyrénôïde était gros et nettement délimité. Dans les cultures, les zoospores ont diminué de volume et le cytoplasme ne prenait plus qu'une teinte rougeâtre. Finalement, nous avons eu des végétations sous l'eau dans lesquelles tous les éléments cellulaires, sauf le noyau, étaient devenus achromatiques ; c'est surtout le cytoplasme qui, dans nos préparations, se montrait le plus rebelle à l'action des réactifs colorants ; le pyrénôïde, un peu rougeâtre, était mal délimité, et nous l'avons vu plusieurs fois sous la forme singulière d'un peloton composé de petits bâtonnets.

4° *Chlamydomonas ovata* sp. nov.

Cette espèce pourrait être placée dans les *Chlorogonium* ; elle conserve la structure des gamètes de ce der-

nier genre ; le contour du corps est ovale fusiforme et la copulation ressemble beaucoup à celle qui a été décrite par Francé dans les *Chlorogonium*.

Il est certainement difficile d'établir une limite entre les deux genres : déjà Knut Bohlin a décrit (45) sous le nom de *Chlorogonium tetragamum*, une espèce qui n'a qu'un pyrénioïde ; elle ne possède que deux vacuoles contractiles se rapprochant ainsi des *Chlamydomonas* ; la formation de l'œuf et sa structure diffèrent assez sensiblement de ce que l'on connaît dans les *Chlorogonium*.

Le *Chlamydomonas ovata* se trouvait dans une mare aux bestiaux, à Ségrie, Sarthe ; l'eau était assez fortement chargée de matières organiques ; les zoospores se tiennent à la surface ; elles sont excessivement agiles et délicates.

La zoospore est allongée en navette ; sa membrane est très mince. Les deux flagellums ont une longueur un peu inférieure à celle du corps ; ils s'insèrent sur une petite papille qui n'est pas toujours visible ; à leur base, se trouvent deux vacuoles contractiles ; le stigma est disciforme et situé un peu au-dessus du pyrénioïde qui est central.

*Structure de la cellule.* — Le cytoplasme s'étend généralement de l'avant à l'arrière, en cordon ou en couche pariétale ; il renferme, au-dessous des vacuoles contractiles, un nombre plus ou moins grand de petites granulations réfringentes qui se colorent un peu par l'hématoxyline. Le noyau, qui possède la structure ordinaire, se trouve soit à la partie postérieure du corps, soit vers le centre.

Le chloroïeucite a lui-même une forme variable, ainsi que l'indiquent les figures ; le pyrénioïde est central (fig. 17, A, B, C, D, E).

*Reproduction asexuelle.* — Il est difficile d'observer la formation des sporanges dans cette espèce. Nous avons déjà rencontré à Poitiers plusieurs fois des zoospores ana-

logues, dans des cultures. Nous avons même dessiné quelques sporanges, sans être certain de leur origine. Les zoospores ont en effet la structure des gamètes de *Chlorogonium*, et une confusion était facile.

Nos dernières cultures ont définitivement tranché la question : il s'agit bien d'une espèce autonome.

Les sporanges donnent deux (fig. 17, F), quatre ou huit zoospores ; nous n'avons pas suivi la division du noyau ; aussi, malgré les apparences, hésitons-nous à affirmer que la première bipartition est longitudinale ; au stade quatre, les zoospores peuvent être disposées en croix ou rangées presque parallèlement (fig. 17, H) : leur pyrénôme est visible. Au stade huit, la cellule-mère a augmenté sensiblement de volume et elle est arrondie.

Le sporange s'entoure quelquefois de gélatine : nous en avons trouvé un ayant deux cellules, qui montrait une enveloppe très épaisse à stries concentriques (fig. 17, G).

*Reproduction sexuelle.* — Nous n'avons pu établir aucune différence entre les sporanges ordinaires et les gamétosporanges. Les gamètes sont un peu plus petits que les zoospores ; le chloroлецite et le protoplasma forment

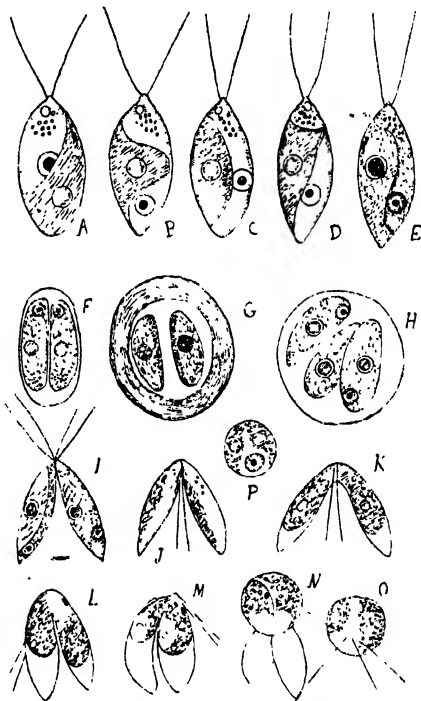


FIG. 17. — Structure et développement du *Chlamydomonas ovata* sp. nov. (Gross. 1000.)

deux bandes parallèles ; le noyau est postérieur et le pyrénoloïde médian ; le point oculiforme est situé sous la membrane, du côté du chloroleucite. Les deux gamètes se réunissent par l'extrémité antérieure : la fusion s'opère peu à peu ; le protoplasma se retire graduellement de l'extrémité postérieure du corps ; finalement les deux gamètes abandonnent complètement leur membrane et se confondent en une sphère à quatre flagellums (fig. 17, I, J, K, L, M, N, O). L'œuf ainsi formé (fig. 17, P) conserve encore quelque temps ses deux chloroleucites distincts, pendant que s'opère la fusion des noyaux. La copulation des gamètes, lorsqu'elle est commencée, peut ne durer que quatre ou cinq minutes ; parfois, elle s'effectue beaucoup plus lentement.

#### GENRE CARTERIA

On range maintenant dans le genre *Carteria*, les *Chlamydomonas* à quatre flagellums ; c'est une distinction commode. Il est bon de faire remarquer toutefois qu'elle ne tient pas compte des différences de structure interne qui peuvent se présenter. En effet, dans chacun de ces genres, les diverses espèces présentent des différences d'organisation très grandes, alors que d'un genre à l'autre, pour diverses espèces, il y a, sauf en ce qui concerne le nombre des flagellums, similitude complète d'organisation.

##### 1° *Carteria cordiformis* Carter.

C'est une espèce difficile à cultiver : elle s'est rencontrée dans des cultures renfermant d'autres *Chlamydomonadées* ; nous l'avons vue ensuite disparaître rapidement ; en examinant des matériaux fixés, il nous est arrivé de rencontrer de temps en temps des individus que nous avons étudiés.

*Structure de la cellule.* — Les zoospores ont la forme

caractéristique qui a valu à l'espèce son nom spécifique ; les quatre flagellums partent du fond de l'échancrure, et à leur base, se trouvent deux vacuoles contractiles ; le stigma est disciforme et situé vers le tiers antérieur du corps ; le chromatophore est en cloche et le pyrénôïde gros et arrondi. A ces renseignements, nous pouvons en ajouter quelques autres (fig. 18, A, B, C, D). On peut délimiter exactement, au moyen des doubles colorations, le protoplasma et le chromatophore : le protoplasma occupe la chambre antérieure, souvent très réduite, il est presque homogène ; le chromatophore, qui est massif, forme, en général, plus des deux tiers du volume total du corps ; il est alvéolaire, chaque alvéole renfermant un grain d'amidon ; dans certains individus, le protoplasma envoie des trabécules qui traversent irrégulièrement le chromatophore jusqu'à la membrane ; une autre disposition assez fréquente est celle qui est représentée (fig. 19, C) ; le protoplasma se prolonge de chaque côté en cloche.

*Reproduction asexuelle.* — Au moment de la reproduction, le corps s'élargit dans le sens transversal ; le pyrénôïde s'allonge beaucoup dans le même sens en diminuant de diamètre, et le noyau entre en division. Le fuseau achromatique est perpendiculaire à l'axe. Nous n'avons rencontré, à cette première bipartition, que le stade tonnelet (fig. 18, E), ce qui ne nous a pas permis de compter le nombre des chromosomes. Lorsque les noyaux-filles sont reconstitués, le chromatophore s'échancre et une ligne de division va de l'avant à l'arrière : la séparation définitive se produit s'il s'agit d'un sporange à deux zoospores ; et dans chaque noyau, un nouveau nucléole se montre et grossit. Mais une seconde bipartition peut suivre la première ; dans ce cas, les noyaux n'ont pas de nucléole ; on voit seulement un certain nombre de granulations chromatiques (fig. 18, F, G) ; cette seconde division se fait, comme la première, suivant le mode indirect. Nous avons ren-



contré à cette phase du développement le stade de la plaque équatoriale (fig. 18, I, J); les chromosomes sont très petits, un peu allongés dans le sens de l'axe : nous pensons qu'il y en a tout au plus une douzaine; le stade tonnelet n'offre rien de particulier (fig. 18, K); mais on voit que les deux fuseaux achromatiques peuvent être à peu près parallèles; cette seconde division du corps est longi-

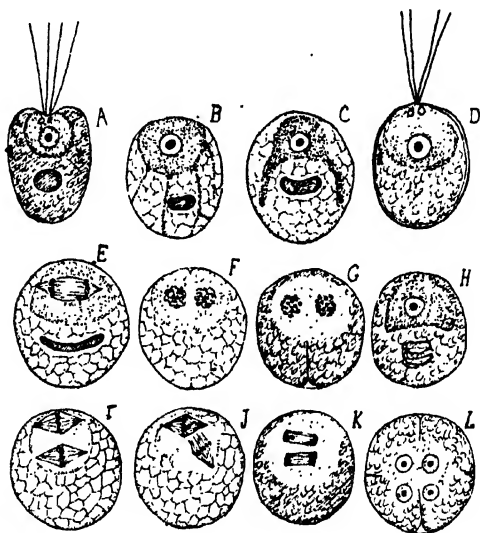


FIG. 18. — Structure et développement du *Carteria cordiformes*. (Gross. 900.)

tudinale; elle est en même temps perpendiculaire à la première; des déviations peuvent aussi se produire, lorsque les fuseaux achromatiques se croisent (fig. 18, J).

Toutes les cellules-mères n'étaient pas cordiformes dans nos préparations : certaines avaient un contour elliptique; quelques-unes possédaient des pyrénoides, d'autres en étaient dépourvues; à propos du pyrénoides, un de nos dessins le montre ayant une apparence striée comme dans certains *Chlamydomonas* (fig. 18, H).

2° *Carteria multifilis* Fres.

Cette espèce a été décrite en 1856 par Fresenius qui en donna une bonne description pour l'époque (1); sa reproduction sexuelle fut découverte plus tard par Rostafinski qui indiqua les caractères des gamètes et leur mode de copulation (2). Tandis que les individus asexués sont produits par deux ou par quatre dans la cellule-mère, les gamètes sont en général au nombre de huit dans le sporange; ces derniers, désignés sous le nom de microgonidies, diffèrent, d'après Rostafinski, des zoospores ordinaires par leur taille plus faible, l'absence de vacuoles et par leur extrémité antérieure incolore; c'est par cette partie antérieure incolore que les microgonidies effectuent leur copulation par deux: il en résulte une zoospore ayant huit flagellums et deux points oculiformes; bientôt les flagellums disparaissent et la zoospore se transforme en une spore de repos; les gamètes qui copulent sont de même grosseur ou de taille différente; elles peuvent provenir d'une même cellule-mère.

Plus récemment cette espèce a été étudiée très complètement par Goroschankin (3). Les zoospores ont le corps plus ou moins ovale; quelquefois il est arrondi: la longueur oscille entre 9 et 16  $\mu$ . La membrane est mince et adhérente: il n'y a pas de papille proprement dite; mais le protoplasma se prolonge en une petite pointe qui porte les quatre flagellums. Le chromatophore a la forme d'une coupe: il limite une chambre antérieure peu développée qui renferme le protoplasma; le pyrénioïde est arrondi et

(1) Fresenius: *Beiträge zur kenntniss mikroskopischer Organismen*: (Abt. der Senkerbergischen Gesellschaft, 1856.)

(2) Rostafinski: *Beobachtungen über Paarung der Schwarmsporen*. (Bot. Zeit., 1871.)

(3) Goroschankin: *Beiträge zur kenntniss der Morphologie und Syst. der Chlamydomonaden*, II, p. 24-30.

relativement très gros ; le point oculiforme, de couleur rouge, est situé sous la membrane, vers le tiers antérieur du corps ; il est hémisphérique.

Le noyau nucléolé est plus petit que le pyrénolide : on peut l'apercevoir sans l'aide d'aucun réactif ; au-dessus du noyau, se trouvent deux vacuoles contractiles.

La reproduction asexuelle n'offre rien de particulier. La reproduction sexuelle se fait par des gamètes qui naissent par huit, plus rarement par quatre dans chaque cellule-mère ; leur grosseur varie beaucoup : la longueur est ordinairement de 7 à 9  $\mu$  ; leur structure ressemble à celle des individus ordinaires, sauf l'absence d'une membrane. Pendant la copulation, les gamètes s'unissent par la partie antérieure incolore, ainsi que l'a décrit Rostafinski, mais la marche générale de la fusion s'écarte en général assez sensiblement de celle du *Pandorina Morum* auquel on l'a rapportée. Goroschankin, sauf dans trois ou quatre cas, a vu, pendant la copulation, le protoplasma se retirer de la partie postérieure du corps dans chaque gamète ; les deux éléments sexuels, ayant ainsi abandonné leur enveloppe, s'unissent en une zoospore à huit flagellums ; celle-ci nage quelque temps, perd ses flagellums et se recouvre d'une enveloppe ; l'œuf grossit et sa membrane se différencie en trois couches dont la moyenne incolore est plus épaisse ; il se produit ensuite un pigment rouge et une grande quantité d'amidon qui masque le noyau et les deux pyrénolides ; la dimension de ces œufs est de 12 à 16  $\mu$ .

La germination des œufs, dans les conditions favorables, se produit déjà au bout de trois ou quatre semaines ; ils donnent naissance à quatre ou huit cellules vertes qui sont contenues à l'intérieur d'une vésicule formée par la membrane interne de l'oospore.

Les formations palmelloïdes sont faciles à obtenir ; on peut rencontrer des agglomérations de gélatine renfermant

des cellules qui sont alors allongées ; la membrane commune des colonies se liquéfie facilement et la limite n'est souvent indiquée que par une rangée de particules solides qui adhèrent à cette surface. La colonie comprend une quantité d'enveloppes ayant chacune huit cellules, à côté desquelles d'autres n'en possèdent que quatre. Une propriété caractéristique de ces formations palmelloïdes consiste en ce que les cellules vertes conservent très longtemps leur pyrénioïde, leurs vacuoles et leur point oculiforme.

*Structure de la cellule.* — Comme dans les espèces précédentes, nous avons essayé de déterminer la limite exacte entre le protoplasma et le chromatophore ; nos observations ont porté sur des récoltes différentes et leurs résultats indiquent que la structure du corps est susceptible de variations assez étendues que nous allons indiquer.

La description de Goroschankin doit être modifiée : ainsi la membrane du corps est loin d'être toujours très mince, « sehr dünn », chez les individus asexués ; dans une de nos récoltes, les zoospores, qui étaient sphériques pour la plupart, étaient recouvertes d'une épaisse membrane (fig. 19, A, C) ; on pouvait même souvent arriver à distinguer, dans cette membrane, des stries concentriques : sur beaucoup d'individus vivants, la surface du corps se montrait parsemée, au contact immédiat de la paroi, de nombreux petits granules réfringents disposés en stries régulières ; dans les générations qui ont suivi, la membrane a repris peu à peu sa minceur ordinaire (fig. 19, B, D).

Le mode d'insertion des flagellums est décrit d'une manière différente par Goroschankin et Dill ; le premier les fait partir tous les quatre du même point de la papille : le second conteste l'exactitude de cette description et, d'après lui, ils sont insérés par paires à droite et à gauche de la papille. Nous avons tenu à élucider ce point particulier ; les quatre flagellums sont insérés sur la

**papille** ; cela se voit surtout bien lorsqu'on est arrivé à faire contracter le protoplasma à la partie antérieure du corps ; il n'adhère plus alors à la membrane que par un point qui correspond à l'insertion des flagellums (fig. 19, C).

Lorsqu'on veut, par le moyen des doubles colorations, déterminer les limites du protoplasma et du chromatophore, on se trouve en présence de difficultés assez grandes. Dans les gros individus à membrane épaisse dont nous avons déjà parlé, le corps est bourré de granules d'amidon ; il y a un gros noyau nucléolé qui s'appuie directement sur le pyrénioïde ; au lieu d'être exactement sphérique, ce noyau est aplati du côté où il touche à la couche d'amidon qui recouvre le pyrénioïde : toute la substance nucléaire se colore en rouge, si l'on a employé le picro-carmin et l'hématoxyline ; la coloration du nucléole est simplement plus foncée. Le protoplasma qui entoure le noyau est peu abondant et, comme ici, il reste à peu près incolore ; il est impossible de le séparer nettement de celui du chromatophore ; ce n'est que dans l'intervalle qui sépare la papille, du noyau, qu'on peut voir une sorte de substance homogène peu abondante qui se continue avec le protoplasme des flagellums ; tout le reste du corps qui représente le chromatophore est gorgé d'amidon. Dans d'autres cultures, surtout dans celles qui produisent les gamètes, le protoplasma redevient plus abondant ; il se montre en même temps plus sensible aux réactifs, de sorte qu'on peut alors délimiter la chambre antérieure (fig. 19, B), comme nous l'avons fait pour d'autres espèces.

*Reproduction asexuelle.* — Nous n'avons pas vu de divisions indirectes dans les sporanges : mais certains groupements nucléaires quaternes semblent indiquer que la division se fait, comme dans le *Carteria cordiformis*, par deux divisions longitudinales perpendiculaires entre elles ; il se produit une déviation comme dans le *Ch. Monadina*, et finalement les deux couples, à l'arrangement définitif

dans le sporange, sont placés perpendiculairement l'un à l'autre (fig. 19, E).

**Reproduction sexuelle.** — Rostafinski a décrit dans la reproduction sexuelle des gamètes qui s'unissent sans abandonner leur enveloppe ; d'après Goroschankin, au contraire, presque toujours les gamètes quittent leur enveloppe pour la copulation ; mais ce dernier savant laisse indécise la question de savoir laquelle des deux des-

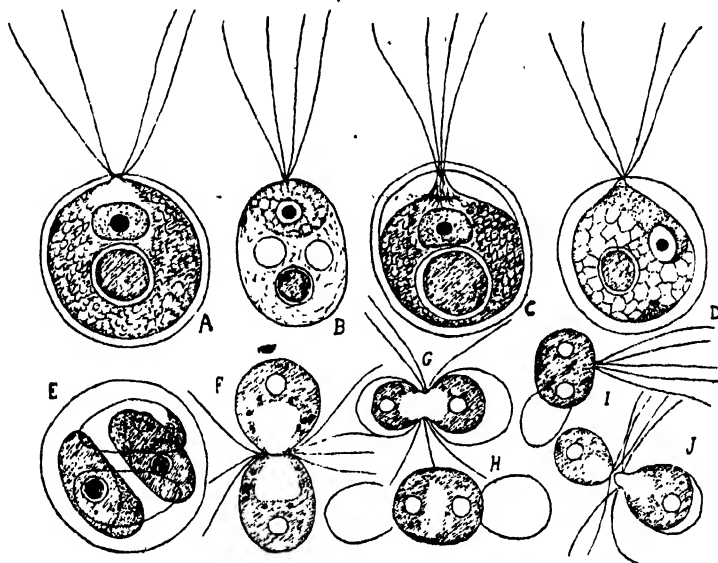


FIG. 19. — Structure des zoospores de *Carteria multifilis* ;  
copulation des gamètes.

criptions répond à la reproduction sexuelle normale ; il se demande s'il n'a point eu affaire à une fécondation retardée. Les nombreuses copulations que nous avons eu l'occasion d'observer répondent pour la plupart au type signalé par Goroschankin ; les gamètes s'unissent par la partie antérieure et ils se balancent ainsi souvent plusieurs heures avant de présenter aucune trace de soudure des protoplasmes (fig 19, F) ; puis le protoplasma commence à se retirer lentement de l'extrémité postérieure du

corps ; à la partie antérieure, l'union se fait ; si l'intervalle de séparation est trop grand, l'une des zoospores prolonge son extrémité antérieure en une papille qui va à la rencontre de l'autre (fig. 19, J) ; parfois, le contenu de l'un des gamètes est sorti presque entièrement de son enveloppe, alors que l'autre gamète n'offre encore aucun changement.

D'après Goroschankin, les deux gamètes étant unis, il se produit une proéminence latérale qui porte les huit flagellums ; on y aperçoit les deux noyaux et les vacuoles contractiles ; le corps des deux gamètes se recourbe en sens inverse. Les protoplasmes quittant la partie postérieure de chaque gamète s'unissent en une zoospore arrondie qui s'échappe de la membrane commune à l'endroit de la proéminence. Dans les nombreux cas observés par nous, il en était un certain nombre dans lesquels les membranes des zoospores restaient distinctes l'une de l'autre et étaient abandonnées séparément à droite et à gauche (fig. 19, H).

La disposition du protoplasma et du chromatophore dans les zoospores qui sont à l'intérieur de la cellule-mère, n'est pas celle qu'ils auront plus tard ; le protoplasma est en forme de croissant, et il occupe la partie antérieure et interne du corps (fig. 19, E) ; c'en est que plus tard que le chromatophore prend sa forme définitive en cloche ou en coupe ; nous avons rencontré exceptionnellement des zoospores qui conservaient la disposition primitive ; le protoplasma constituait une bande latérale et le noyau se trouvait descendu au niveau du pyrénioïde ; à la partie inférieure du corps, se trouvait un petit amas protoplasmique isolé (fig. 19, D).

Il nous reste une dernière remarque à faire à propos des sporanges ; il arrive fréquemment que, dans chaque couple, les deux zoospores sont orientées en sens inverse ; c'est une disposition que nous avons rencontrée normalement dans le *Chlamydomonas Dilli*.

## DEUXIÈME PARTIE

---

Les algues que nous venons d'étudier dans la première partie de ce mémoire sont unicellulaires ; en donner une description complète aux divers stades de leur existence, c'est faire l'histoire de la cellule ; on touche à toutes les questions les plus importantes d'Histologie proprement dite. Le développement d'un *Chlorogonium* ou d'un *Chlamydomonas* reproduit en miniature celui d'un organisme supérieur ; en le suivant dans tous ses détails, on est forcé d'aborder la plupart des problèmes de Biologie générale.

Nous adopterons, dans cet exposé, l'ordre suivant :

*Chapitre I* : Eléments de la cellule.

*Chapitre II* : Division du noyau.

*Chapitre III* : Reproduction de la cellule.

---

### CHAPITRE I

#### ÉLÉMENTS DE LA CELLULE

Ces éléments sont au nombre de trois dans une cellule de Chlorophyte : 1° le cytoplasme ; 2° le chromatophore ; 3° le noyau.

##### 1° LE CYTOPLASME

Le cytoplasme est l'élément fondamental, celui qui tient directement sous sa dépendance la vie de la cellule :



les autres formations cellulaires ne sont que des différenciations de cette substance en vue de fonctions spéciales.

#### A) Disposition du cytoplasme.

Le cytoplasme affecte, dans la cellule des *Chlamydomonadines*, des dispositions variées dont il est utile de caractériser les plus fréquentes.

Dans beaucoup de genres et d'espèces, le cytoplasme forme un cordon pariétal, dirigé suivant l'axe de la cellule (*Chlorogonium euchlorum*, *Cercidium elongatum*, *Chlamydomonas Dilli*, *C. ovata*, etc.); il peut donner naissance à des trabécules simples ou ramifiés qui, en général, restent au contact de la membrane; quelquefois cependant, certains de ces trabécules traversent le chromatophore dans toute son épaisseur; ce cordon se renfle, en son milieu, dans les *Chlorogonium* et les *Cercidium*; le noyau se trouve logé dans ce renflement.

Le cytoplasme forme, dans d'autres espèces, un axe central qui, partant de l'extrémité antérieure du corps, s'étend plus ou moins loin vers le bas. Dans le *Chlamydomonas Monadina*, il est très gros et atteint presque l'extrémité postérieure de la cellule; vers le milieu du corps, au niveau du pyrénioïde, on remarque une sorte d'étranglement, dans lequel est situé le noyau. Généralement, l'axe cytoplasmique est moins développé; il ne dépasse guère la moitié ou le tiers antérieur de la cellule (*Carteria multifilis*, *C. cordiformis*, *Chlamydomonas Reinhardi*, etc.); le cytoplasme semble alors enfermé dans une sorte de chambre limitée par le chromatophore. Nous avons rencontré quelquefois des trabécules partant du cytoplasme et traversant le chloroleucite dans toute son épaisseur, pour atteindre la membrane: cela est assez fréquent dans le *Carteria cordiformis*, plus rare dans le *Chlamydomonas Monadina*.

A côté de ces deux dispositions principales, il en existe

quelques autres qui se rencontrent moins souvent ; elles méritent cependant d'être signalées.

Dans le *Phacotus lenticularis*, le cytoplasme forme une sorte de calotte à la partie antérieure de la zoospore ; mais quelquefois, l'un des bords se continue sous la paroi jusqu'à l'extrémité postérieure du corps ; la disposition est alors à peu près celle que nous avons mentionnée dans les *Chlorogonium* et le *Chlamydomonas Dilli*.

Dans les espèces qui précèdent, la disposition du cytoplasme montre bien quelques variations du type général qui leur est propre, ainsi qu'on a pu s'en assurer dans la première partie de ce travail ; mais, dans aucune, ces variations ne sont aussi nombreuses que dans le *Chlamydomonas variabilis*. Quelques zoospores possèdent une chambre antérieure presque aussi développée que celle du *Ch. Monadina* ; d'autres, plus nombreuses, ont leur cytoplasme refoulé à la partie postérieure du corps ; de cet amas irrégulier, situé sous la membrane, partent des trabécules qui traversent le chromatophore ; l'un d'eux se rend à la base des flagellums.

Dans l'étude de la disposition du cytoplasme, il existe un facteur dont il faut nécessairement tenir compte : il s'agit de la nutrition holophytique.

Il résulte de nos observations qu'avec une nutrition holophytique intense, c'est-à-dire avec des cultures soumises à un éclairage forcé, la quantité de cytoplasme diminue dans une très grande proportion. La chloroleucite, par le fait du surcroît d'activité, augmente de volume ; non seulement il se remplit d'amidon, mais très vraisemblablement il fait des emprunts au cytoplasme qui se réduit et devient achromatique ; c'est surtout dans le *Chlamydomonas Dilli* que nous avons observé cette diminution du cytoplasme : le noyau se trouvait reporté au contact direct de la membrane et on distinguait souvent à peine quelques traces du protoplasme incolore qui, le long de la bande pa-

riétale, reliait le noyau à la base des flagellums. Les choses se passent de la même façon dans le *Chlamydomonas variabilis*, le *Phacotus lenticularis*, et probablement dans toutes les espèces. D'un autre côté, une augmentation de cytoplasme peut se produire dans la cellule soumise à un éclairage insuffisant : la variété  $\beta$  du *Chlorogonium euchlorum* était restée quelque temps dans une bouteille de verre jaune ; c'est sans doute à cette cause qu'il faut attribuer la réduction du chloroleucite et l'augmentation correspondante du cytoplasme : la disposition de ce dernier ne répond plus alors à la description que nous avons donnée ; il forme une enveloppe continue autour du chloroleucite.

En résumé, la distribution du cytoplasme et sa quantité sont sous la dépendance de la nutrition. La nutrition holophytique, favorisant le chloroleucite, détermine une diminution du cytoplasme qui perd en même temps ses propriétés chromatophiles. La nutrition superficielle s'effectuant au travers de la membrane, aux dépens des substances organiques dissoutes dans l'eau, amène une augmentation de volume du cytoplasme. Dans la nature, l'équilibre s'établit entre ces deux nutritons, car la zoospore règle elle-même son éclairage ; dans les cultures qui ont lieu dans des soucoupes ou dans des cuvettes de moyenne grandeur, la zoospore n'a pas le moyen de se préserver de l'action des rayons lumineux, lorsqu'elle devient trop intense ou trop prolongée.

On doit tenir compte également, dans l'étude de la disposition du cytoplasme, du fait que des trabécules protoplasmiques précèdent toujours l'apparition des cloisons ; il en résulte que la distribution du cytoplasme dans les cellules-mères est souvent différente de ce qu'elle était dans les individus ordinaires. De même, le cytoplasme, dans les jeunes zoospores, immédiatement après la division, est loin d'avoir toujours la situation qu'il occupera dans la zoospore adulte.

*B) Structure du cytoplasme.*

La structure du cytoplasme, envisagée chez les animaux et les végétaux, a donné lieu à des divergences d'opinion considérables : avant de décrire ce que nous avons observé chez les Chlamydomonadinées, nous nous bornerons à indiquer sommairement quelles sont les principales théories en présence (1).

La théorie réticulaire a de nombreux partisans qui admettent que le protoplasma est constitué, comme le squelette d'une éponge, par un réseau à mailles plus ou moins larges. Pour Heitzmann, le réseau est formé par de fins filaments anastomosés entre eux et contractiles ; les mailles du réseau sont remplies par une substance moins dense, semi-fluide ; pour Leydig, au contraire, le réseau de fibrilles ou spongioplasma n'est pas contractile : c'est la substance homogène renfermée à l'intérieur des mailles qui possède cette propriété ; dans la théorie réticulaire, les points d'entre-croisement des filaments représentent les granulations protoplasmiques.

Butschli considère le protoplasma comme une substance homogène criblée d'une infinité de petites vacuoles renfermant un liquide inerte ; ces vacuoles, qui mesurent à peine  $1\ \mu$  de diamètre, sont arrondies ou parfois polyédriques par pression réciproque.

Flemming distingue, dans le protoplasma, une substance filaire ou *mitome*, composée par des filaments granuleux ou des bâtonnets indépendants, le tout plongé dans une substance intermédiaire amorphe qui est le *paramitome*.

Nous arrivons à la *théorie granulaire* d'Altmann qui

(1) Consulter Henneguy : *Leçons sur la cellule*. Paris, 1896, p. 31-62.  
— Hertwig : *La cellule et les tissus*, traduction Charles Jullin. Paris, 1894, p. 19-26.

arrive, par des méthodes spéciales, à mettre en évidence dans les cellules des granulations qui sont tantôt isolées, tantôt réunies en filaments; il leur attribue le rôle d'organismes élémentaires évoluant dans une substance fondamentale indifférente et se multipliant par division; ce sont des *bioblastes*.

L'intérêt paraît se concentrer actuellement sur la *théorie alvéolaire* de Butschli et la *théorie filaire* de Flemming. Unna est arrivé à distinguer dans le protoplasma alvéolaire des fibrilles différenciées, et Flemming, en discutant les résultats obtenus par Unna, s'efforce de concilier sa théorie avec celle de Butschli; il admet qu'il existe une fine vacuolisation dans la substance décrite par lui sous le nom de masse interfilaire ou paramitome, et que, dans les travées d'un système alvéolaire, il y a place pour un système de fibrilles (1).

Strasburger, dans ses derniers travaux, admet pour le cytoplasme une structure alvéolaire et une structure filaire; ces deux structures correspondent à des protoplasmes ayant des propriétés et des fonctions différentes.

Ce savant avait depuis longtemps distingué dans la cellule le « *formatives cytoplasma* » (2); plus récemment il le désigna sous le nom de *kinoplasma*. Le *kinoplasma* tient sous sa dépendance les mouvements de la cellule; il comprend le fuseau achromatique, le centrosome et les stries radiaires, les flagellums et la papille des zoospores, la partie antérieure du corps des anthérozoïdes et leurs cils vibratiles (3). A ces diverses parties, il faudrait encore ajouter, d'après des travaux plus récents, l'ecto-

(1) Consulter : *Ueber den Bau de Bindegewebezellen und Bemerkungen über die structur der Zellsubstanz in allgemeinen*. (Zeitschrift f. Biologie, Bd. xxxiv, 1897.)

(2) Strasburger : *Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgange bei den Phanerogamen*, p. 108, 1884.

(3) Strasburger : *Histol Beiträge, Heft IV. Schwarmsp., Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung*, 1892, p. 60, 131.

plasme, la plaque cellulaire et, sans doute aussi, la membrane nucléaire. La seconde partie du cytoplasme est le *trophoplasme* : il est le siège des phénomènes nutritifs de la cellule.

Cette distinction a été adoptée par un grand nombre d'histologistes; les élèves de Strasburger l'ont développée, complétée et généralisée dans une série de mémoires qu'il serait trop long d'énumérer ici : ces mémoires ont d'ailleurs paru réunis sous un titre commun (1).

Le kinoplasme prend, sous l'action de la triple coloration de Flemming (safranine, gentiane, orange), une nuance violette, alors que le trophoplasme se colore en jaune ou en brun; la chose a été constatée par Harper dans les ascospores d'*Erysiphe*, par Osterhout dans les Equisétacées, par Mottier chez les Phanérogames, par Swingle chez les Sphacélariées, par Strasburger dans les *Fucus*, etc. (2).

De ces divers travaux, une conséquence importante semble se dégager : le kinoplasme et le trophoplasme auraient une structure différente qui pourrait servir à les caractériser; le premier montrerait une structure filaire et le second posséderait une structure alvéolaire; ainsi se trouveraient conciliées les deux théories de Flemming et de Butschli.

Strasburger n'hésite même pas à abandonner les expressions de kinoplasme et de trophoplasme, pour leur substituer celles de plasma filaire et de plasma alvéolaire (3). Ces dernières sont employées dans la dernière édition d'un traité de Botanique bien connu (4).

(1) *Cytologische Studien aus dem Bonner botanischen Institut* (Jahrb. für wiss. Botanik. Bd. xxx, Heft 2 et 3, 1897).

(2) *Cytologische Studien* : loc. cit.

(3) Strasburger : *Die pflanzlichen Zellhäute* (Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. xxx, Heft 4, 1898).

(4) Strasburger, Noll, Schenk et Schimper : *Lehrbuch der Botanik für Hochschulen*. Jéna, 1898.

Dans la cellule au repos, on ne distingue en général que la structure alvéolaire ; la structure filaire a disparu. On peut supposer que le cytoplasma filaire prend au repos une structure alvéolaire ; on peut également admettre que ses filaments serpentent dans les mailles du réseau alvéolaire. Ce qui rend sa distinction impossible dans ces conditions, c'est que les réactifs actuellement employés ne le différencient pas du plasma alvéolaire.

Il y a cependant un exemple où le plasma filaire continue à être visible dans la cellule au repos. Lorsqu'on examine, en effet, les grains de pollen mûrs du *Lilium Martagon*, en employant la triple coloration de Flemming, on constate que le cytoplasme de la cellule génératrice se colore en violet, alors que celui de la cellule végétative prend une nuance brune. Strasburger croit avoir constaté que le premier a une structure filaire et le second une structure alvéolaire.

La sensibilité du plasma filaire aux réactifs colorants, pendant la division du noyau et la bipartition de la cellule, s'accuse au moment où le nucléole se dissout ; il est probable que la reconstitution des nucléoles dans les noyaux-filles entraîne une diminution de volume de la masse filaire.

Nous n'avons pas tous les éléments nécessaires pour nous faire une opinion arrêtée sur la valeur de ces diverses théories relatives à la structure du cytoplasme ; nous avons peine à croire, cependant, que les idées de Strasburger et de ses élèves puissent être acceptées définitivement sans plus ample informé. Elles exigent la présence presque exclusive, dans toute cellule au repos, de cytoplasme alvéolaire. D'après Butschli, les alvéoles sont des espaces clos de toutes parts ; elles renferment un liquide aqueux ; le diamètre des alvéoles est en général inférieur à 1  $\mu$ . Strasburger admet que les vacuoles prennent directement naissance aux dépens des alvéoles.

Notre travail n'a pas, comme objectif principal, l'étude de la structure du cytoplasme ; nous avons employé presque exclusivement comme réactif fixateur l'alcool absolu ; la plupart de nos méthodes de coloration s'appliquaient plus spécialement à l'étude du noyau ; nous pensons cependant que nos observations mettent en évidence une structure du protoplasma plus complexe et surtout plus variée qu'on ne tend à l'admettre.

Il est arrivé assez fréquemment que le cytoplasme n'a présenté aucune différenciation appréciable (1) ; il semblait complètement hyalin et homogène, sans aucune trace d'alvéoles, de vacuoles ou de granulations ; il ressemblait à la substance qui constitue le fuseau nucléaire, sauf, bien entendu, la présence de stries achromatiques. Cette apparence s'est rencontrée autour du noyau dans les *Chlorogonium*, avant et pendant la division du noyau dans le *Phacotus lenticularis*, pendant la formation des zoospores, dans les trabécules épais qui indiquent les lignes de séparation des cellules-filles chez plusieurs espèces, etc. Comme ce cytoplasme était chromatophile, il est à peu près certain qu'un système d'alvéoles, même très délicat, ne serait point passé inaperçu. Nous admettons donc l'existence d'un *cytoplasme homogène*.

Mais il faut bien remarquer que le cytoplasme homogène n'est pas toujours chromatophile : il peut rester plus ou moins incolore sous l'action des réactifs. Nous en avons trouvé un très bon exemple dans une récolte de *Carteria multifilis* : chez toutes les zoospores, les quatre flagellums se continuaient directement sans transition avec la substance du cytoplasme qui occupe la partie antérieure du corps ; ce cytoplasme était dense et sans aucune trace de différenciation ; il y avait identité absolue,

(1) Nous disposons cependant de deux excellents objectifs apochromatiques de Zeiss.



semble-t-il, entre sa constitution et celle des flagellums ; le noyau était très distinct et bien coloré.

Nous avons rencontré d'autres protoplasmes achromatiques, mais à un degré souvent moindre, en particulier dans le *Chlamydomonas Dilli*, lorsque les zoospores sont soumises à un éclairage intense.

1° On peut donc distinguer, dans la cellule des *Chlamydomonadinées*, un *cytoplasme homogène* qui est *chromatique* ou *achromatique*, selon les circonstances.

Lorsque, dans un *Chlorogonium*, on part de l'amas central homogène chromatophile qui entoure le noyau et s'étend à une distance plus ou moins grande, on assiste souvent à la formation d'un *cytoplasme réticulé*. En effet, des trabécules se détachent du cytoplasme homogène et se dirigent en s'amincissant et en se ramifiant vers les deux extrémités du corps ; c'est surtout à la partie antérieure que le phénomène s'observe avec le plus de netteté ; il s'agit bien là d'un réseau formé par des trabécules, ou des fibrilles plus fines ; on ne saurait songer un seul instant à un système clos d'alvéoles ; il est difficile d'autre part de supposer que les alvéoles existent dans les fibrilles elles-mêmes, car celles-ci peuvent être excessivement minces. L'une de ces fibrilles suit un trajet rectiligne en se détachant du réseau et elle se rend au nodule d'insertion des flagellums.

En outre du *cytoplasme homogène*, il existe donc dans la cellule un *système réticulé*.

Nous avons retrouvé cette structure avec la plus grande netteté dans le cytoplasme en forme de croissant du *Phacotus lenticularis* ; les mailles du réseau sont de grandeur variable, de forme polyédrique ; les rubans cytoplasmiques qui forment les cloisons sont homogènes, et peu colorables ; l'un d'eux se dirige en droite ligne à la base d'insertion des flagellums, et il est un peu plus sensible que les autres aux réactifs colorants ; nous avons vu

également un réticulum dans les premières récoltes de *Chlamydomonas Dilli* ; le cytoplasme qui le constituait était chromatophile et les mailles, très irrégulières, avaient des dimensions en général très faibles.

2° On peut donc distinguer dans la cellule des Chlamydomonadinées un *cytoplasme réticulé*, qui est *chromatique* ou *achromatique* selon les circonstances.

La théorie réticulaire comprend deux sous-théories : dans l'une, le protoplasma serait composé d'un réticulum contractile, avec un contenu liquide non contractile ; dans l'autre, qui est soutenue par Leydig, Nansen, Griesbach, Schäfer, le réticulum ne serait que le soutien non contractile d'une substance contractile interposée entre ses mailles.

Or, ici, le doute n'est pas permis ; le réticulum seul est constitué par du cytoplasme ; c'est lui qui se continue avec la substance contractile des flagellums ; c'est lui qui joue le rôle d'élément vivant dans la cellule ; nous avons vu comment le réticulum se forme aux dépens du cytoplasme homogène dans les *Chlorogonium* ; on peut assister dans le *Phacotus lenticularis* au phénomène inverse : les mailles disparaissent et le cytoplasme redevient homogène.

La substance qui remplit les mailles n'est pas coagulable ; c'est de l'eau, ou du moins c'est un liquide aqueux ; on ne saurait lui attribuer un rôle actif ; ce n'est pas un élément vivant de la cellule.

Il semble bien d'ailleurs que cette substance intermédiaire n'est pas la même partout. Frend, Paladino, Schmidt, Ed. Van Beneden pensent qu'elle est semi-fluide : c'est le *paraplasma*. Carnoy et ses élèves la désignent sous le nom d'*enchylema*. Fabre-Domerg admet que, chez les Infusoires, le paraplasma a les mêmes propriétés chimiques que l'enchylème ou hyaloplasme.

Les divergences de vue, dans la théorie réticulaire, por-

tent donc d'une part sur l'importance du réticulum, et, d'autre part, sur la valeur de la substance contenue dans les mailles.

Nous venons de dire que chez les *Chlamydomonadinées*, il existe un système réticulé dont le réseau est de nature cytoplasmique, alors que la substance contenue dans les mailles est un liquide inerte.

Quelques observations faites sur la variété  $\beta$  du *Chlorogonium euchlorum* nous amènent à penser qu'un système réticulé peut avoir, dans certains cas, une autre signification.

Certains individus ont un cytoplasme chromatophile ; d'autres possèdent un cytoplasme incolore ; quelques-uns présentent un mélange des deux ; ce sont ces derniers qu'il faut examiner. Le cytoplasme chromatophile dessine à l'intérieur du cytoplasme incolore un réseau d'aspect fort variable, formant ici des amas compacts, là se dispersant en stries festonnées, ailleurs se ramifiant plus régulièrement.

C'est la généralisation du phénomène que l'on observe à la partie antérieure du corps dans les zoospores ; le filet protoplasmique qui vient des flagellums est plus chromatique que le reste du cytoplasme ; il dessine une ligne colorée distincte, alors même que la substance qui l'entoure devient coagulable et même légèrement chromatophile.

3° Nous admettons donc l'existence d'un second système réticulé formé par le mélange de *cytoplasme chromatophile* et de *cytoplasme incolore*.

On ne saurait évidemment être trop réservé dans une question où il y a presque autant d'opinions différentes que d'observateurs. Cependant on nous permettra de faire remarquer qu'un certain nombre des exemples de structure filaire pourraient peut-être se rapporter à un mélange de cytoplasme chromatophile et de cytoplasme incolore.

D'un autre côté, il est bien certain que la distinction que

nous venons de faire dans la structure réticulée n'est pas toujours facile à établir ; par le fait même de l'activité fonctionnelle de la cellule, le liquide des mailles peut renfermer à un moment donné de nombreuses substances qui proviennent soit de l'action des pepsines sur les albuminoïdes, soit d'autres transformations chimiques ; dès lors, la densité et les propriétés de la substance intermédiaire se modifieront et pourront se rapprocher de celle du cytoplasme lui-même.

Nos observations sur la cellule des *Chlamydomonadinées* ne nous permettent pas d'accorder une grande importance à la *structure granulaire d'Altmann*.

Les granulations que nous avons rencontrées dans les diverses espèces qui font l'objet de cette étude, appartiennent à plusieurs types différents.

a) Le cytoplasme renferme dans sa masse des granulations excessivement petites, dont on ne saurait exactement fixer ni la taille, ni le volume ; c'est une sorte de fine poussière ; à la limite, il devient totalement impossible de décider si l'on a devant soi un cytoplasme homogène ou un cytoplasme granuleux ; cette indécision, nous l'avons éprouvée plusieurs fois avec certains individus de *Chlamydomonas Monadina* et aussi avec des gamétospores de *Chlorogonium euchlorum* ; mais il ne s'agit là, très probablement, que d'un simple précipité de substances protéiques provenant soit de l'action des réactifs, soit de l'activité nutritive.

b) D'autres granulations se rencontrent çà et là dans les cellules ; leur présence, si elle était générale, pourrait être interprétée en faveur des idées d'Altmann. Ce sont, en effet, de petites sphères très régulières, pressées les unes contre les autres ; la grosseur est sensiblement égale pour toutes dans un même individu ; elles ont une réfringence un peu supérieure à celle du protoplasme. On peut les observer, à l'état vivant, dans les zoospores

du *Chlamydomonas ovata* ; elles forment un amas plus ou moins large au-dessous des vacuoles contractiles, dans l'espace resté libre entre le point d'insertion des flagellums et le chromatophore ; nos notes portent qu'elles se colorent par l'hématoxyline. On retrouve des granulations semblables et au même endroit dans quelques-uns des gamètes du *Chlorogonium euchlorum*. Chez les individus ordinaires de cette dernière espèce, le chloroleucite gêne l'observation directe ; mais si l'on traite des zoospores par l'iode, un certain nombre d'entre elles montrent nettement ces granulations, non seulement à l'avant, mais aussi à l'arrière, au-dessous du chromatophore ; elles se colorent en jaune pâle. Nous avons espéré un moment que la méthode d'Altmann nous permettrait de les retrouver un peu partout ; il n'en a rien été.

Dans cette méthode, on colore avec une solution de fuchsine acide, chauffée jusqu'à production de vapeurs ; on lave ensuite dans une solution alcoolique saturée d'acide picrique et additionnée de deux volumes d'eau distillée. Les pyrénoides, dans nos essais, ont pris une belle couleur rouge et ils se détachaient avec la plus grande netteté sur le fond un peu jaunâtre du protoplasma : mais les granulations elles-mêmes, quoique visibles, ne se montraient nullement fuchsinophiles. Il est vrai que nos matériaux d'étude avaient été fixés à l'alcool absolu et non au mélange de bichromate de potasse à 5 0/0 et d'acide osmique à 2 0/0, comme le recommande Altmann.

Nous ne pensons pas qu'il y ait lieu d'insister davantage pour le moment sur la théorie granulaire ; parmi les partisans de cette structure, certains, comme les frères L. et R. Zoja, n'attribuent pas aux granules un rôle aussi important que celui d'organismes élémentaires ou *bioblastes* ; ils se contentent d'admettre que ces éléments qu'ils désignent sous le nom de *plastidules fuchsinophiles* ont une fonction nutritive ; ils sont d'avis que le cytoplasme ren-

ferme d'autres éléments vivants à l'état figuré ou à l'état amorphe (1).

Nous nous bornerons à les considérer, lorsqu'ils existent, comme un simple produit de la nutrition au même titre que les autres granulations qui nous restent à étudier.

c) Il s'agit ici de véritables globules atteignant la grosseur des grains d'amidon ; nous les avons trouvés à l'intérieur du cytoplasme dans les zoospores et dans les sporanges du *Chlamydomonas variabilis*. Sur les individus vivants, ils se présentent avec l'aspect de grains d'amidon ; mais l'action de l'iode leur communique simplement une teinte jaunâtre ; ils ne se colorent ni par l'hématoxyline ni par le picro-carmin ; ils sont entourés par le réseau cytoplasmique. Ce réseau est formé de cloisons minces : la structure alvéolaire qu'il possède est due à la présence de ces éléments figurés. Nous ignorons comment ces éléments se forment au sein du cytoplasme : ce sont probablement des dépôts de substance protéique mis en réserve. Il est à remarquer que le cytoplasme, dans beaucoup de sporanges, était à peu près complètement achromatique.

d) On rencontre chez plusieurs espèces une substance de réserve qui s'accumule dans le cytoplasme à l'état de globules, de granules et de granulations. Ces éléments se colorent, comme la chromatine du noyau, avec l'hématoxyline et le picro-carmin : c'est pourquoi nous les avons désignés sous le nom de grains de chromatine ; on pourrait aussi leur appliquer le nom de *grains fuchsinophiles*, à cause de leur affinité remarquable pour la fuchsine.

On sait qu'Erlich et ses élèves (2) ont montré qu'il existe à l'intérieur de beaucoup de cellules animales des granulations colorables : les unes *éosinophiles*, qui sont

(1) Zoja L. e R. : *Intorno ai plastiduli eosinofili* (Memorie del R. Inst. Lombardo di Sc. e L., XVI, 1891).

(2) Consulter Henneguy : *La cellule*, loc. cit., p. 233.

sensibles aux colorants les plus acides ; les autres *amphiphiles*, qui, dans un mélange, retiennent à la fois le colorant acide et le colorant basique ; les *granulations basophiles* se colorent par les réactifs basiques ; il existe également des *granulations neutrophiles* qui se colorent dans les réactifs neutres, tels que le bleu de méthylène ; enfin, une variété de granulations basophiles se distingue de la première, par une coloration différente.

Beaucoup d'auteurs se sont occupé de ces éléments que l'on a rencontrés un peu dans tous les tissus animaux. Nicolas, étudiant des cellules glandulaires, a constaté que les granulations se colorent par la fuchsine acide ; Saint-Rémy qui a étudié ces grains fuchsinophiles dans les cellules chromophiles de l'hypophyse chez plusieurs vertébrés, admet qu'ils apparaissent dans le cytoplasme sous forme de fines granulations : elles grossissent en perdant de leur affinité pour la fuchsine et disparaissent sans qu'on sache exactement de quelle façon.

Le *Chlamydomonas Monadina* est, de toutes les *Chlamydomonadinées* que nous avons étudiées, celle qui se prête le mieux à l'observation des *grains fuchsinophiles*, ou grains de chromatine.

Sur des échantillons fixés à l'alcool absolu, il suffit de faire agir quelques minutes une solution de fuchsine acide ; on lave avec une solution concentrée d'acide picrique dans l'alcool. Si l'opération est bien réussie, on peut avoir des cellules dans lesquelles ces granulations sont colorées en beau rouge, à l'exclusion de tout autre élément cellulaire.

En employant un mélange de fuchsine acide, d'orange G et de vert de méthyle, on arrive quelquefois à colorer en rouge le pyrénoloïde et les granules, alors que le cytoplasme conserve une teinte verte.

Il est d'ailleurs plus pratique, pour étudier les grains fuchsinophiles, de se servir tout simplement du picro-carmin et de l'hématoxyline ; de la sorte, on obtient des pré-

parations durables, et les autres éléments de la cellule sont beaucoup mieux différenciés.

Ces granules, dans le *Chl. Monadina*, sont situés dans le cytoplasme à la partie antérieure et à la partie postérieure du corps, au voisinage du chromatophore ; ils sont sphériques ; leur grosseur est variable ; certains ont un diamètre de  $2\mu$  ; d'autres sont beaucoup plus petits. Leur taille est souvent à peu près égale dans une même cellule. La substance qui les constitue est homogène ; par ses diverses réactions, elle semble être voisine de celle qui entre dans la constitution du pyrénoloïde et du nucléole, avec quelques différences secondaires : ainsi son degré d'électivité est encore plus grand que celui du nucléole.

La présence de ces granules n'a rien d'absolument constant : quelques individus en ont une centaine environ, peut-être davantage ; d'autres n'en possèdent que quelques-uns ; certains en sont totalement dépourvus.

Nous avons retrouvé des granules identiques dans le *Chlorogonium euchlorum*, lors de la formation des gamètes ; ils sont de plus petite taille ; leur présence sert à indiquer la direction des trabécules cytoplasmiques, alors même que ceux-ci sont indistincts du fait de leur ténuité ou d'une coloration insuffisante. On ne les trouve d'ailleurs que dans les jeunes gamétoporanges ; au moment de la séparation des gamètes, ils ont complètement disparu.

Aux deux espèces précédentes, il faut ajouter le *Chlamydomonas variabilis*.

Ces grains, dont le nombre et la grosseur varient selon les individus, sont, dans les zoospores, fréquemment au contact de la membrane ; dans les sporanges, ils se trouvent à la limite du cytoplasme.

Ces grains de chromatine sont, pensons-nous, destinés à pourvoir aux besoins de la division : dans le *Chlamydomonas Monadina*, ils étaient encore abondants à la première bipartition du noyau ; ils avaient disparu dans les cellules-



filles. Nous avons noté, comme un fait exceptionnel, l'existence de quelques granules dans de jeunes zoospores encore renfermées dans la cellule-mère. Notre opinion est encore confirmée par les observations faites sur les *Chlorogonium*.

Ces grains disparaissent dans les gamétosporanges aux dernières bipartitions du noyau. Or le noyau, d'abord unique, donne naissance en très peu de temps à seize ou trente-deux noyaux-filles ; il est naturel de supposer qu'il a besoin d'utiliser une réserve abondante de chromatine, pour maintenir aux noyaux des gamètes une quantité suffisante de cette substance.

### C) Les flagellums.

Les flagellums sont au nombre de deux dans la plupart des genres et des espèces ; il n'y a d'exception que pour les *Carteria* dans lesquels le nombre des flagellums est de quatre. Leur longueur est très variable ; en général, elle est à peu près celle du corps lui-même ; parfois, cependant, elle atteint le double, comme dans le *Chlamydomonas variabilis* et le *Carteria multifilis*.

a) *Structure des flagellums*. — Les flagellums ont un diamètre à peu près égal dans toute leur longueur ; toutefois, lorsqu'ils sont très longs, comme dans le *Chlamydomonas variabilis*, ils s'amincissent sensiblement vers leur extrémité.

L'étude des flagellums présente de l'importance au point de vue des théories générales sur la structure du protoplasma ; elle montre mieux que toute autre considération les divergences qui séparent ces théories.

Il y a d'abord à considérer un premier point : Quelle est la nature des flagellums ?

On s'accorde assez généralement à penser que la substance qui constitue les flagellums est plus ou moins voi-

sine du cytoplasme. Ainsi Hertwig dit que « les flagellums consistent en une substance homogène, dépourvue de granulations et ressemblant, sous ce rapport, à de courts et minces pseudopodes formés exclusivement d'hyaloplasme » (1). D'après Klebs, la substance des flagellums n'est pas identique avec le cytoplasme ; mais elle en est très voisine (2). Comme les flagellums prennent quelquefois directement naissance, sous les yeux de l'observateur, aux dépens de pseudopodes (3), nous ne pensons pas qu'il soit même nécessaire de faire la réserve indiquée par Klebs. Il existe diverses sortes de cytoplasmes qui diffèrent par leur réfringence, leur densité, leur homogénéité, leur chromatophilie ; la substance qui constitue les flagellums n'est pas autre chose que l'une de ces variétés, caractérisée par sa faible réfringence et son peu d'électivité pour les substances colorantes. D'ailleurs, n'avons-nous pas vu, dans le *Carteria multifilis*, le protoplasme des flagellums se continuer sans aucune transition avec celui qui remplit la chambre antérieure ?

Le second point est le plus difficile à résoudre : Quelle est la structure exacte des flagellums ?

Butschli (4), Klebs (5), Hertwig (6) ont admis que les flagellums étaient formés d'une substance homogène.

Kunstler est d'un avis différent ; pour lui, les flagellums sont constitués par une série de nodules en chapelet, recouverts par une membrane commune ; les nodules ou sphérules sont séparés par une matière intermédiaire. Cette interprétation fait partie d'une théorie sphérulaire

(1) Hertwig : *La cellule*, traduction Jullin, 1894, p. 73.

(2) Klebs : *loc. cit.*

(3) P.-A. Dangeard : *Contribution à l'étude des organismes inférieurs* (Le Botaniste, 2<sup>e</sup> série, p. 29-31).

(4) Butschli : *Protozoa* (Bronn's Klassen and Ordnungen, 1889).

(5) Klebs : *loc. cit.*

(6) Hertwig : *loc. cit.*

sur la structure du protoplasme (1). Cette théorie a été modifiée profondément et plusieurs fois par l'auteur (2); dans un travail tout récent, ce savant essaie de la réunir et de la confondre avec la théorie alvéolaire de Butschli (3). Nous ne pouvons savoir exactement la valeur accordée actuellement par Kunstler à la striation des flagellums. « Il y a bien longtemps, dit-il dans son dernier travail, p. 198, que j'ai signalé l'aspect strié transversalement des flagellums en général, de sorte que ces filaments montrent une alternance de lignes sombres et claires correspondant, sans doute, à une structure alvéolaire. » Plus loin, p. 210, on trouve l'observation suivante sur la structure du protoplasme : « Sans vouloir prendre ici une attitude définitive et affirmer l'existence et la réalité positive de ces faits de structure, je me contenterai d'indiquer quelques-unes des apparences que dévoile le microscope. »

Dès l'année 1890, notre opinion était que l'aspect noduleux ou strié offert par les flagellums résultait du traitement employé pour les colorer (4); c'est aussi l'avis d'Alfred Fischer (5) qui s'exprime de la manière suivante : « Ihnen, wie Kunstler will, einen kornigen Bau zuzuschreiben, liegt kein Grund vor. In Gegentheil sprechen alle angeführten Bedenken dafür, das die Körnchen nur in Folge ausserer Einwirkungen entstehen. »

Nous exprimerions volontiers la même opinion au sujet

(1) Kunstler : *De la constitution du protoplasma* (Bull. sc. du Nord, t. XIV, 1882). — *Contribution à l'étude des Flagellés* (Bull. soc. zool. de France, 1882).

(2) Peytoureau : *La constitution du protoplasma d'après les travaux et l'enseignement de J. Kunstler*, Bordeaux, 1891.

(3) Kunstler : *Observations sur le Trichomonas intestinalis* (Bull. sc. du Nord, t. XXXI, 1898).

(4) P.-A. Dangeard : *Contribution à l'étude des organismes inférieurs* (Le Botaniste, 2<sup>e</sup> série, p. 47).

(5) A. Fischer : *Ueber die Geisseln einiger Flagellaten* (Jahrb. für wiss. Botanik, t. XXVI, 1894, p. 203).

de la distinction en « flimmergiessel » et « peitschengiessel » que Fischer, à l'exemple de Löffler (1), fait parmi les flagellums. Il se trouve que ceux du *Chlorogonium euechlorum* sont rangés parmi les « peitschengiessel » ; ils seraient munis de petites ramifications.

Dans toutes les Chlamydomonadinées que nous avons étudiées, les flagellums se sont montrés comme des filaments de cytoplasme homogène et non ramifié ; de plus, ce cytoplasme est achromatique. Il ne faudrait pas trop généraliser cependant : Kunstlér avait remarqué dans les flagellums du *Trachelomonas hispida* et de l'*Oxyrrhismarina* une sorte d'axe plus coloré ; il y distinguait même souvent de fins trabécules transversaux, divisant la fente axiale en parties assez courtes. J'ai retrouvé cet aspect dans les *Trachelomonas*, mais je n'ai pas vu de cloisons transversales : nous pensons que ces flagellums doivent être considérés comme formés par un axe de cytoplasme homogène chromatophile entouré de cytoplasme incolore ; c'est une différenciation analogue à celle que nous avons signalée dans un des types de structure réticulée.

b) *Mode d'insertion des flagellums.* — Les flagellums se détachent de la partie antérieure de la cellule, soit directement, soit par l'intermédiaire d'une papille.

Le plus souvent, ils se continuent simplement dans le cytoplasme après s'être réunis en un filet unique ; ce dernier n'est visible que dans le cas où il est un peu plus chromatophile que le cytoplasme environnant ; on l'aperçoit assez bien dans le *Chlamydomonas variabilis*, le *Phacotus lenticularis*, etc. ; on réussit parfois à le suivre jusqu'au voisinage du noyau.

Déjà, dans le *Phacotus*, à l'endroit où les flagellums s'unissent dans le cytoplasme, il existe un petit renflement

(1) Löffler : *Bact. Centralbl.* 1889, VI, p. 215.

plus coloré que le reste ; chez les *Chlorogonium*, ce renflement est devenu un petit nodule réfringent colorable ; on doit se demander quelle est sa signification.

La question des rapports des centrosomes avec la formation des cils vibratiles est à l'ordre du jour ; les travaux les plus récents tendent à prouver que les centrosomes tiennent sous leur dépendance, non seulement les mouvements qui se produisent à l'intérieur même de la cellule, mais aussi ceux qui déterminent le déplacement de cette cellule.

Moore, Meves et Lenhossek ont vu, dans les spermatozoïdes des Sélaciens, de la Salamandre et du Rat, la première ébauche du filament axile de la queue du futur spermatozoïde apparaître en rapport avec deux centrosomes situés à la *périphérie de la cellule* ; les recherches récentes de Meves établissent que, dans les cellules séminales de différents Lépidoptères, il existe des filaments qui sont en rapport d'une part avec les centrosomes situés à la *périphérie de la cellule* et qui, d'autre part, se terminent librement dans la cavité ampullaire (1). Henneguy a confirmé et précisé sur quelques points les résultats annoncés par Meves ; il a reconnu également que dans les cellules à cils vibratiles bien développés, telles que celles des branchies des Lamellibranches, le renflement qui existe à la base de chaque cil se comporte, vis-à-vis des divers réactifs colorants, exactement comme un centrosome (2).

En ce qui concerne les végétaux, il existe déjà un certain nombre de travaux où la question se trouve soulevée, sinon résolue.

En 1895, Belajeff remarqua dans les cellules spermatogènes des Fougères la présence d'un corps colorable qui

(1) Meves : *Ueber Centrankörper in männlichen Geschlechtszellen von Schmetterlingen* (Anat. Anzeiger, t. XIV, n° 1, 1897).

(2) Henneguy : *Sur le rapport des centrosomes avec les cils vibratiles* (Comptes rendus, Acad. sc. n° 13, 28 mars 1898).

s'étirait en un filament également très sensible aux réactifs, et placé à la partie antérieure de l'antherozoïde ; dans une série de notes successives (1), il a étendu depuis ces résultats aux Characées et aux Equisétacées ; il a montré que chez les Fougères et les Equisétacées en particulier, les cils vibratiles prennent naissance sur ce corps.

De son côté, Weber, étudiant la spermatogénèse des *Zamia*, trouvait dans la cellule-mère un corps colorable qui vient se dérouler à la périphérie de la cellule-fille, pour constituer une bande spiralée à la surface de laquelle se développent des cils vibratiles ; il lui a donné le nom de blépharoplaste (2). Cet organe a été vu également par Hirase dans le *Ginkgo biloba* et par Ikeno dans le *Cycas revoluta* (3).

Ikeno considère le blépharoplaste comme un centrosome qui augmente beaucoup de volume et donne insertion aux cils ; s'appuyant sur ses travaux et ceux de Belajeff, il étend cette hypothèse à la spermatogénèse des Characées, Filicinées, Equisétacées, Cycadées et Ginkgoées (4).

L'identité absolue des blépharoplastes et des centrosomes n'est pas encore complètement démontrée chez les végétaux ; la dernière note de Belajeff sur ce sujet (5) laisse la question en suspens.

C'est dans ces conditions qu'il m'a paru intéressant de

(1) Ces diverses notes sont indiquées dans l'historique de son travail, cité plus loin.

(2) Herbert J. Webber : *Peculiar structures occurring in the Pollen-tube of Zamia* (Botanical Gazette, vol. XXIII, n° 6, June, 1897). — *The development of the antherozoids of Zamia* (Id. vol. XXIV, n° 1, July, 1897).

(3) Hirase : *Notes on the attraction-spheres in the Pollen-cells of Ginkgo biloba* (Bot. Mag., Tokyo, v. VIII, 1894). G. Ikeno and L. Hirase : *Spermatozoids in Gymnosperms* (Annals of Botany, XI, 1897).

(4) J. Ikeno : *Zur Kenntniss des sogenannten centrosomähnlichen korpers im Pollen schlauche der Cycadeen* (Flora, Bd. 85, 1898, Heft 1).

(5) Belajeff : *Ueber die cilienbildner in den spermatogenen Zellen* (Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft, Bd XVI, Heft 5, juin 1898).

signaler le petit nodule d'insertion des flagellums chez le *Chlorogonium euchlorum*.

Rien ne permet de le considérer comme un centrosome : il y a même contre cette assimilation des raisons qui semblent convaincantes. En effet, en attribuant à ce nodule la signification de centrosome dans le *Chlorogonium*, il faudrait admettre que ces corpuscules deviennent plus visibles après la division du noyau, ce qui est contraire à tous les précédents ; de plus, ce serait un centrosome sacrifié, puisqu'il est abandonné avec la membrane vide du sporange, lors de la sortie des cellules-filles ; il serait nécessaire, d'autre part, qu'il y eût, dans la cellule-mère, d'autres centrosomes pour présider aux divisions nucléaires.

On voit donc que, si le nodule d'insertion des flagellums est réellement, dans certains cas, un centrosome, ce dont il est encore permis de douter, sa signification n'est pas la même partout.

## 2° LE CHROMATOPHORE.

Le chromatophore tient une grande place dans la cellule des Chlamydomonadinées ; son volume est, en général, de beaucoup supérieur à celui du cytoplasme ; il est toujours coloré en vert ; c'est donc un chloroleucite. Les doubles colorations nous ont permis de le délimiter nettement dans toutes les espèces ; il possède une individualité bien marquée qui ne disparaît que dans les zygotes âgés : encore faudra-t-il de nouvelles recherches pour savoir ce qu'il devient exactement à ce moment (1). Ajoutons que, dans la variété  $\beta$  du *Chlorogonium euchlorum*, il nous est arrivé de rencontrer quelques individus dans lesquels cet élément ne présentait aucune différenciation permettant de le séparer du cytoplasme.

(1) Voir 3<sup>e</sup> chapitre.

*A) Disposition et forme du chloroleucite.*

La forme du chloroleucite est en relation directe avec celle du protoplasma, puisque le corps est rempli par ces deux éléments réunis.

Lorsque le cytoplasme est disposé en une couche longitudinale, placée directement sous la membrane, le chloroleucite constitue lui-même un gros cordon parallèle à l'axe ; il se trouve aminci au milieu dans les *Chlorogonium*. Le cytoplasme subit à cet-endroit un élargissement correspondant qui renferme le noyau. La variété  $\beta$  nous a présenté quelques modifications intéressantes ; dans certains individus, le chloroleucite avait une forme ovale massive : le noyau se trouvait reporté vers le haut, et à son niveau, il y avait une légère dépression du chloroleucite. Chez d'autres individus, le chloroleucite étant divisé en deux masses indépendantes, celle du haut était peu volumineuse et souvent arrondie, celle du bas était au contraire très développée ; le noyau se trouvait situé dans l'intervalle.

Le *Cercidium elongatum*, qui possède un chloroleucite semblable à celui des *Chlorogonium*, présente parfois aussi des phénomènes anormaux ; les deux moitiés du chloroleucite se réduisent à un très faible volume ; un long trabécule les réunit : on voit très bien cette disposition sur le vivant.

Dans le *Chlamydomonas Dilli*, la couche cytoplasmique se recourbe à l'extrémité antérieure et à l'extrémité postérieure du corps, de telle sorte que le chloroleucite a une forme ovale et massive. Il en est de même dans le *Lobomonas Francei*, avec quelques variations sur lesquelles il est inutile d'insister.

Dans les exemples qui précèdent, le chloroleucite et le cytoplasme sont placés l'un à côté de l'autre ; parfois



même, le cytoplasme tend à entourer complètement le chloroleucite ; dans ceux qui vont suivre, c'est au contraire le chloroleucite qui entoure le cytoplasme.

Chez le *Chlamydomonas Monadina*, cet élément enveloppe comme d'une calotte le gros cordon protoplasmique axial ; il s'épaissit vers le milieu du corps, au niveau du pyrénôïde et du noyau. On passe par des transitions ménagées au chloroleucite en cloche, tel qu'il se rencontre dans les *Chlamydomonas Reinhardi*, *C. angulosa*, etc., et dans les *Carteria multifilis* et *C. cordiformis*.

Enfin, le chromatophore massif du *Phacotus lenticularis* et surtout celui du *Chlamydomonas variabilis* peuvent présenter des échancrures plus ou moins profondes pour recevoir une partie du cytoplasme et le noyau.

#### B) Structure du chloroleucite.

La structure du chloroleucite présente des modifications analogues à celle du cytoplasme ; elles ont surtout été étudiées dans la variété  $\beta$  du *Chlorogonium euchlorum*.

Nous avons rencontré dans cette espèce des chloroleucites à substance homogène peu ou point chromatophile ; chez d'autres individus, la substance chromatophile dessine un réseau irrégulier sur un fond incolore ; plus rarement, les mailles du réseau chromatique renfermaient un liquide aqueux.

Cette constitution du chloroleucite correspond tout à fait à celle du cytoplasme, telle que nous l'avons décrite.

Mais, si nous envisageons maintenant le chromatophore dans l'ensemble de la famille, nous constatons qu'il présente des caractères communs assez nombreux ; il s'agit alors de cellules ayant une nutrition holophytique normale. L'organe travaille ; il est le siège de transformations chimiques dont nous ignorons la nature exacte. Le rôle

de ce chloroleucite consiste à effectuer la synthèse de l'amidon sous l'influence des rayons lumineux.

Si nous considérons le chloroleucite lorsqu'il est bourré d'amidon, sa structure est fort simple; il est constitué par un réseau alvéolaire dont les cloisons sont souvent très minces; chaque alvéole renferme un granule amy-lacé; le protoplasme des cloisons est homogène et peu colorable. Dans ce cas, le chloroleucite possède donc une structure alvéolaire qui peut être d'une grande netteté, si les colorations sont un peu accentuées.

En général, on distingue parfaitement le cytoplasme d'avec le protoplasma du chloroleucite: le premier est plus chromatophile que le second.

Toutefois la distinction s'efface, lorsque les cultures restent longtemps exposées à la lumière; le cytoplasme se raréfie et perd quelquefois son électivité pour les réactifs colorants; le chloroleucite, par contre, augmente de volume, et il arrive à remplir presque complètement la cellule.

Nous n'avons jamais rencontré d'amidon en dehors du chloroleucite, dans le cytoplasme; s'il s'en produit quelquefois, le fait doit être assez rare.

Le mode de formation de l'amidon à l'intérieur du leucite vert est encore entouré de la plus grande incertitude.

La plupart des théories sur l'assimilation chlorophyllienne font intervenir une décomposition de l'acide carbonique; le carbone avec les éléments de l'eau donnerait l'amidon, alors que l'oxygène mis en liberté se dégagerait.

C'est assez généralement l'aldéhyde formique ( $\text{CH}_2\text{O}$ ) qui est considéré comme un des termes transitoires de la formation d'amidon (Baeyer, Boussingault, Berthelot, Kékulé).

On aurait d'abord:  $\text{CO}^2 + \text{H}^2\text{O} = \text{COH}^2 + \text{O}^2$ .

L'aldéhyde formique par polymérisation donnerait un hydrate de carbone de la forme glucose:  $(\text{COH}^2)^6 = \text{C}^6\text{H}^{12}\text{O}^6$ .

Enfin, par déshydratation, ce glucose fournirait l'amidon :  $C^6H^{12}O^6 - H^2O = C^6H^{10}O^5$ .

Bokorny a même cherché à prouver expérimentalement que la transformation de l'aldéhyde formique en amidon a lieu réellement par la cellule verte, en l'absence d'acide carbonique.

L'oxyméthylsulfite de sodium se dédouble à une température peu élevée en aldéhyde formique et en sulfite acide de sodium :  $CH^2 < \begin{smallmatrix} SO^2Na \\ OH \end{smallmatrix} = CH^2O + SO^2NaH$ .

Or, dans une atmosphère privée d'acide carbonique, en présence de la lumière, l'addition d'un millième d'oxyméthylsulfite, à une solution nutritive ordinaire, permet au *Spirogyra majuscula* de former en peu de temps une grande quantité d'amidon ; le lot témoin auquel on n'a rien ajouté, ne présente aucun granule amylacé (1).

Bach fait intervenir également l'aldéhyde formique dans la production d'amidon (2) : cet aldéhyde formique résulterait de la décomposition d'un acide carbonique hydraté, selon la formule



Enfin, d'après Crato, l'anhydride carbonique  $CO^2$ , pénétrant dans la plante, y serait en dissolution sous la forme d'acide orthocarbonique  $C(OH)^4$ .

On aurait alors production d'un phénol hexavalent d'après la réaction :  $6C(OH)^4 = C^6H^6(OH)^6 + 6O^2 + 6H^2O$ .

Ce phénol éprouverait une modification moléculaire qui le transformerait en glucose :  $C^6H^6(OH)^6 - C^6H^{12}O^6$ .

On doit se demander si le protoplasme ne joue point un rôle plus direct dans la formation de l'amidon.

(1) Bokorny : *Ueber Starkebildung aus verschiedenen Stoffen* (Berichte der deutsch. bot. Gesell., 1888).

(2) Bach : *Contribution à l'étude des phénomènes chimiques de l'assimilation de l'acide carbonique par les plantes à chlorophylle* (Comptes rendus, 1893).

D'après Sachs, il n'est pas impossible que certains principes constitutifs du protoplasme chlorophyllien prennent part à la formation de l'amidon et subissent à cet effet des dédoublements. « Cette possibilité acquiert quelque vraisemblance par ce fait que, dans de nombreux cas, la substance des grains verts diminue et finit par disparaître au fur et à mesure que les grains d'amidon qu'ils renferment s'accroissent (1). » Sachs admet d'ailleurs que le sucre est la matière première la plus prochaine d'où dérive l'amidon.

Belzung est plus affirmatif (2). Selon lui, le chloroleucite naît, sous l'action protoplasmique, de la synthèse de matière amylicée et d'un complexe d'autres substances empruntées au *suc cellulaire*; inversement, il peut reconstituer son hydrate de carbone générateur en se décomposant. L'amidon dérive de la décomposition des principes protéiques chlorophylliens, comme une gouttelette grasse procède d'un dédoublement du protoplasme; c'est une sorte de sécrétion. Mais, en outre, *un grain d'amidon, se déposant à l'intérieur d'une vacuole, peut être le point de départ d'un leucite.*

Dans les Chlamydomonadinées, à aucun moment de son existence, la cellule en multiplication n'est dépourvue de chloroleucite; nous n'avons donc pas à discuter son origine; à chaque bipartition du corps, le chloroleucite se trouve lui-même divisé; un trabécule cytoplasmique s'intercale entre les deux moitiés et marque la place de la cloison de séparation des cellules-filles. Nous avons vu que parfois des prolongements du cytoplasme ordinaire perforent le chloroleucite dans toute son épaisseur; nous ignorons s'il existe des cas analogues dans d'autres cellules végétales.

(1) Sachs : *Experimental Physiologie*, 1865, p. 327.

(2) Belzung : *Marche totale des phénomènes amylochlorophylliens* (Extrait du Journal de Botanique, 1895, p. 39).

Nous ne voulons nullement mettre en doute les observations de Belzung sur l'origine des leucites, dans les plantes qu'il a étudiées : mais nous croyons pouvoir dire que le leucite des Chlamydomonadinées ne peut prendre naissance dans une vacuole, aux dépens de grains d'amidon et de suc nucléaire. Les deux chloroleucites qui prennent part à la formation de l'œuf conservent quelque temps leur individualité ; puis, la couleur verte disparaît, faisant place à un pigment jaunâtre ; la cellule se remplit de grains d'amidon serrés les uns contre les autres ; à ce moment, il devient difficile de distinguer les chloroleucites et de savoir s'ils se fusionnent comme le noyau ou s'ils restent distincts. Ce qui est certain, c'est que les chloroleucites qui apparaîtront à la germination de l'œuf ne peuvent être qu'une *différenciation* du cytoplasme général ; soit que la distinction entre le protoplasme du corps et celui du leucite ait persisté, soit qu'elle ait momentanément disparu. Les grains d'amidon, à aucun moment, ne sont dans une vacuole commune ; ils continuent dans l'œuf à être entourés d'une mince couche de protoplasma au contact. Le substratum des leucites de germination, s'il n'est pas distinct du cytoplasme proprement dit, continue donc tout au moins à être formé par du protoplasme alvéolaire ; celui-ci pourra simplement augmenter sa masse en digérant les grains d'amidon et l'huile.

En résumé, si le chloroleucite perd à un moment donné dans l'œuf son individualité, ce qui est encore douteux, le *substratum* des futurs chloroleucites de germination est toujours néanmoins de *nature protoplasmique*.

Dans les Chlamydomonadinées, nous n'avons jamais rencontré de grains d'amidon dans une vacuole avec du suc nucléaire ; le protoplasme est toujours au contact même du grain, qui se trouve ainsi logé dans une petite alvéole.

Nous nous sommes servi, pour l'étude des grains d'ami-

don, d'iodure de potassium ioduré et de teinture d'iode étendue d'eau. :

Le premier de ces réactifs qui venait d'être préparé, laissait incolores tous les éléments de la cellule, sauf les granules amylacés et le pyrénioïde : la coloration qu'il fournit varie du jaune au jaune brun.

Le second réactif a une action un peu différente : il colore en jaune le protoplasme et les granules prennent une couleur brun-foncé, noire ou bleue.

D'une manière générale, les réactions sont irrégulières et varient, pour ces granules, non seulement dans des individus différents, mais aussi dans la même cellule.

L'iodure de potassium ioduré, ne colorant pas le cytoplasme et les noyaux, est très avantageux pour étudier la distribution des granules amylacés ; mais il ne peut servir ici à les distinguer de la dextrine ou du glycogène.

Les plus gros grains d'amidon ont été rencontrés dans le *Phacotus lenticularis*, le *Chlamydomonas variabilis*, le *C. Dilli* et le *Carteria multifilis* ; ils sont globuleux, de grosseur égale et remplissent la masse du chloroleucite : ils ne sont séparés que par des travées très minces de protoplasma homogène. Chez les *Chlorogonium*, les granules amylacés sont moins nombreux en général, beaucoup plus petits et de taille inégale ; quelques-uns sont arrondis, d'autres sont allongés en courts bâtonnets ; ils sont plongés au sein d'un protoplasme assez abondant. Le *Chlamydomonas ovata* possédait peu d'amidon et les grains étaient petits : les autres espèces présentaient des cas intermédiaires. Ces différences de grosseur et même de forme ne sont que relatives, puisque chez le *Chlorogonium euchlorum* les granules amylacés sont, dans l'œuf, beaucoup plus gros que dans les individus végétatifs ; leur forme est devenue uniformément globuleuse.

La couche mince d'amidon qui recouvre les pyrénoides semble être le plus souvent compacte : son épaisseur est parfois inégale.

Si nous nous demandons d'où vient l'amidon, nous sommes d'accord avec Belzung pour y voir un produit dérivé du protoplasme et à ses dépens. On voit très bien, chez les Chlamydomonadinées, par ce fait que l'organisme est unicellulaire, que la formation de cet hydrate de carbone correspond à une diminution de la substance du chloroleucite et du cytoplasme lui-même (*Chlamydomonas variabilis*, *Chl. Dilli*).

On a formulé diverses opinions sur la structure des chloroleucites.

Schmitz leur attribue une structure réticulée (1) et Frommann pense que les mailles du réseau sont limitées par des fibrilles qui se croisent en tous sens : ces mailles sont arrondies ou polyédriques (2) : les angles du réseau sont renflés et se montrent comme des points plus sombres. Pringsheim décrivait le chloroleucite comme étant formé par une substance fondamentale spongieuse dont les lacunes irrégulières étaient remplies par le pigment chlorophyllien (3). Meyer admet aussi une substance fondamentale incolore ; mais d'après lui la chlorophylle se trouve sur des grains spéciaux, « grana », dispersés en plus ou moins grand nombre dans la masse ; cette dernière opinion est admise par Zimmermann (4). Schwarz a fait de nombreuses observations sur les chloroleucites : il en conclut que leur substance se compose de *chloroplastine* insoluble dans les alcalis et le suc gastrique et

(1) Schmitz : *Beiträge zur kenntniss der Chromatophoren* (Jahrb. f. w. Botanik, 1884, Bd. XV, p. 173).

(2) Frommann : *Beobachtungen über struktur und Bewegungen des Protoplasmas der Pflanzenzellen*, 1880, p. 6.

(3) Pringsheim : *Ueber Lichtwirkung und chlorophyllfunction in der Pflanze* (Jahrb. fur. wis. Botanik, Bd. XII, p. 313).

(4) Zimmermann : *Die Botanische mikrostechnik*, Tübingen, 1892, p. 139.

de *métaxine* soluble dans l'eau. La chloroplastine constitue des filaments dispersés plus ou moins parallèlement et réunis par une substance intermédiaire qui est la *métaxine* : il n'y a point de véritable réseau. Les fibrilles ne sont point uniformément imprégnées de chlorophylle ; elles renferment des vacuoles et des sphères qui ont une couleur verte plus intense et sont identiques aux grains de Meyer ; la substance intermédiaire ne paraît pas contenir de pigment (1).

D'après l'ensemble de nos observations sur les *Chlamydomonadinées*, le chloroplasme se comporte exactement comme le cytoplasme : nous avons vu que chez les *Chlorogonium*, il s'est montré homogène, réticulé ou vacuolaire ; ordinairement peu sensible à l'action des réactifs nucléaires, il est parfois cependant chromatophile.

Le chloroleucite renferme le plus souvent de nombreux grains d'amidon ; il possède alors la structure alvéolaire : chaque alvéole limitée par une mince couche de chloroplasme homogène contient un granule amylicé. Deux remarques sont nécessaires : les grains d'amidon sont ordinairement globuleux ; ils sont entourés au contact par la substance vivante ; par suite, les cloisons sont renflées en certains points : de là, un aspect plus ou moins noduleux du réseau ; ces nodules ne sauraient être toutefois confondus avec les grains de Meyer : nous n'avons rien vu qui puisse être, dans la famille que nous étudions, assimilé à ces derniers. La seconde remarque est celle-ci : lorsque les grains d'amidon sont disposés régulièrement dans le chloroleucite, ce qui est fréquent, la structure a l'apparence fibrillaire ; en effet, les cloisons des alvéoles semblent se continuer dans une même direction : on a

(1) Schwarz : *Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas* (Beiträge zur Biologie der Pflanzen, t. V, 1892, p. 41-42).



ainsi deux systèmes principaux de fibres qui se croisent sous un angle variable.

La chlorophylle imprègne le protoplasma du chloroleucite ou chloroplasme ; cela ne fait pour nous aucun doute : mais il est possible que ce pigment puisse diffuser plus ou moins dans le cytoplasme environnant et peut-être dans les vacuoles. C'est surtout chez les *Chlorogonium* que la chose se remarque ; il est certain que la limite du chloroleucite est dans beaucoup de cas moins nette et plus étendue sur les individus vivants qu'après la fixation.

### C) Le pyrénôïde.

L'absence de pyrénôïde n'a été constatée que rarement (*Chlamydomonas variabilis*, *Chl. reticulata* Dill) : les autres espèces en possèdent un ou plusieurs ; leur forme est ordinairement sphérique, plus rarement allongée en ruban (*Chlamydomonas Monadina*).

Les espèces qui n'ont qu'un pyrénôïde sont les plus nombreuses : il est alors placé soit au milieu de la cellule (*Lobomonas Francei*, *Chlamydomonas Dilli*, *C. ovata*, etc.), soit plus bas (*Chl. Reinhardi*, etc.). Dans les espèces à chloroleucite en cloche, le pyrénôïde est au-dessus du noyau ; il est au-dessous généralement lorsque le chromatophore est disposé en cordon parallèle à l'axe (*Chl. Dilli*, etc.).

Quelques espèces possèdent deux pyrénôïdes, l'un situé au-dessus du noyau, l'autre au-dessous (*Cercidium elongatum*, *Chlamydomonas grandis* St., etc.).

Parmi les espèces qui ont plusieurs pyrénôïdes, il est nécessaire d'établir une distinction. Chez le *Phacotus lenticularis*, les zoospores n'en présentent d'abord qu'un seul ; plus tard, on en trouve trois ou quatre : ils se trouvent distribués aux cellules-filles du sporange. Dans les

*Chlorogonium*, les zoospores ont un plus ou moins grand nombre de pyrénoides, même lorsqu'elles sont encore dans le sporange ; mais, dans les gamètes, on n'en trouve jamais qu'un seul.

La substance des pyrénoides est homogène ; elle a beaucoup d'électivité pour la fuchsine acide, la coccinine, etc. ; elle se colore aussi plus ou moins fortement par l'hématoxyline, le picro-carmin, etc. Goroschankin a signalé dans les zoospores du *Chlamydomonas De-Baryana* une striation du pyrénouïde ; les matériaux avaient été conservés dans la glycérine. Nous avons retrouvé cette striation une première fois dans des conditions analogues, pour une espèce que nous avons étiquetée *Chl. Reinhardi* ; l'aspect était celui d'un peloton formé par un cordon plusieurs fois replié sur lui-même ; nous avons plus récemment revu cette disposition dans quelques individus de *Chl. Dilli* ; on aurait pu croire qu'il s'agissait d'une sphère composée de petits bâtonnets courbes. Dans le *Phacotus lenticularis*, le pyrénouïde se présente sous l'aspect de deux petites calottes de substance plus colorée réunies par une substance incolore.

Les pyrénoides se multiplient par *division* ou naissent *directement* dans le chloroplasme.

Il résulte de nos observations qu'ils peuvent avoir cette double origine dans une cellule végétative. En effet, chez le *Chlorogonium euchlorum*, à côté de pyrénoides qui se divisent, on en voit d'autres plus petits qui apparaissent au milieu du chloroplasme : ceux-ci débutent par un petit globule fuchsinophile qui est tout d'abord dépourvu d'amidon : ce corpuscule grossit, l'amidon se dépose à la surface d'abord en couche excessivement mince, puis en couche plus épaisse. Ce sont les jeunes zoospores, après leur sortie du sporange, qu'il faut examiner pour observer ce mode de formation des pyrénoides ; on se sert avec avantage de la fuchsine acide ou du bleu de Löffler : la

même cellule peut renfermer à la fois des pyrénoides à structure normale, des pyrénoides en division et des pyrénoides en formation : la petitesse de leur taille, leur indépendance absolue au milieu du chloroplasme, ne semblent laisser aucun doute sur leur nature.

La double origine des pyrénoides peut être suivie plus facilement encore dans les sporanges.

1° *Naissance par division.* Il faut choisir de préférence le *Chlamydomonas Monadina* : je ne crois pas qu'il existe, dans tout le règne végétal, d'exemple plus favorable pour suivre cette division. Le pyrénouide est, comme on le sait, très long et en forme de fer à cheval : dans la cellule-mère, il s'allonge beaucoup et décrit en hélice un tour complet sous la membrane. Ce cordon, de diamètre un peu inégal, se fragmente en son milieu ; les deux moitiés s'écartent légèrement et elles se divisent en deux à leur tour. La séparation s'opère au moyen d'une échancrure annulaire qui gagne jusqu'au centre de l'axe. Chaque tronçon devenu libre se place de façon à être compris dans une cellule-fille ; il occupe le côté externe de chaque zoospore, celui qui est adossé directement à la membrane du sporange ; il se trouve lui-même au contact de la surface du corps, et ce n'est que plus tard qu'il prendra sa disposition définitive.

Le pyrénouide, pendant cette division, reste homogène et fuchsinophile : sa surface continue à être recouverte d'une couche d'amidon.

2° *Naissance par nouvelle formation.* Elle s'observe régulièrement dans le *Chlamydomonas Dilli*. Le gros pyrénouide de la cellule-mère qui occupe le centre du chloroleucite, se montre de moins en moins chromatophile ; son contour devient indécis et sa substance finit par se confondre avec celle du chloroplasme. Le pyrénouide reste ainsi invisible pendant les deux bipartitions successives qui aboutissent à la formation de quatre zoospores : celles-ci ne

tardent pas à montrer un pyrénioïde de nouvelle formation.

Il arrive dans certaines cultures de *Chlamydomonas Monadina* que le pyrénioïde disparaît également dans la cellule-mère : le pyrénioïde de chacune des zoospores a donc une origine protoplasmique.

Là encore, nous constatons, comme pour les *Chlorogonium*, une double origine dans la même espèce.

Ces diverses observations nous expliquent comment il se fait que les *Chlorogonium* qui normalement possèdent des pyrénioïdes bien caractérisés, puissent à un moment donné en être dépourvus.

Les pyrénioïdes ne sont pas d'ailleurs des éléments indispensables du chloroleucite dans la famille des Chlamydomonadinées, puisque nous avons constaté avec certitude leur absence, à tous les moments du développement, dans une espèce, le *Chlamydomonas variabilis*.

Des divergences d'idées au sujet des pyrénioïdes se sont produites à un moment donné entre Strasburger et Schmitz. Le premier admettait (1) une disparition de ces éléments dans les sporanges et le second mettait la chose en doute (2). Strasburger plus récemment revient sur ce sujet (3) ; il fait remarquer que l'exactitude de son opinion ne fait aucun doute après les travaux d'Overton (4), d'Artari (5) et de Klebs (6).

Nos observations établissent que les deux cas peuvent se produire dans une même espèce, non seulement dans les sporanges, mais encore dans les cellules végétatives.

(1) Strasburger : *Zellbildung und Zelltheilung*, III. Aufl., p. 72.

(2) Schmitz : *Die Chromatophoren der Algen* (Verh. d. Naturh. Ver.-d. p. Rheni. U. Westf., 1883).

(3) Strasburger : *Schwammsporen, Gameten*. Loc. cit., p. 73.

(4) Overton : *Beitrag zur Kenntniss der Gattung Volvox*. (Bot. Centr., Bd XXXIX, 1889, p. 147).

(5) Artari : *Zur Entwick. des Wassernetzes* (Bull. soc. imp. naturalistes de Moscou, t. IV, 1890, p. 280).

(6) Klebs : *Ueber die Bildung der Fortpflanz. bei Hydrodictyon utriculatum* (Bot. Zeit., 1891).

## 3° LE NOYAU.

Le noyau est, après le cytoplasme, l'élément le plus important de la cellule. Beaucoup de naturalistes le considèrent comme le résultat d'une différenciation dans le temps, du protoplasma. Cette opinion est très acceptable, surtout si l'on considère qu'au moment de la karyokinèse, le noyau perd une grande partie de son individualité : il ne faut pas oublier toutefois que les chromosomes persistent à ce moment et deviennent même beaucoup plus apparents : or, pour ces derniers, il serait tout à fait prématuré de vouloir établir leur origine.

Les Bactériacées et les Cyanophycées sont à peu près les seuls êtres vivants pour lesquels la présence d'un noyau dans la cellule reste douteuse. Avant d'admettre l'existence de cellules dépourvues de noyau, il faudra rechercher si les chromosomes ne sont point susceptibles de se trouver dans un protoplasma à l'état libre sans être contenus dans une vésicule nucléaire. La cellule d'une Cyanophycée se comporte dans son accroissement, dans son mode de reproduction, dans sa vie, en un mot, comme une autre cellule ; celle-ci possède des chromosomes, auxquels tout le monde s'accorde à attribuer un rôle très important. Quel peut bien être ce rôle si une autre cellule, dépourvue de ces mêmes éléments, agit exactement de la même façon, dans l'exercice de ses fonctions vitales ?

On arrivera sans doute peu à peu à montrer que partout où il existe un noyau, la karyokinèse avec ses phénomènes complexes existe ; notre travail sur les Chlamydomonadinées en est une preuve qui s'ajoute à d'autres, bientôt nous décrirons une division indirecte dans un groupe plus inférieur, où jusqu'ici la division directe avait été observée presque exclusivement, chez une Amibe.

Nous sommes loin des Monériens d'Haeckel et du passage graduel du monde inorganique au monde organique accepté comme un fait incontestable par tant de philosophes et de naturalistes. En réalité, nous ne connaissons pas l'origine de la cellule ; même dans l'organisme le plus primitif, elle est séparée du monde inorganique par un abîme ; la science ne possède encore rien pour le combler. Ceux donc qui ne croient pas à une intervention créatrice doivent reconnaître qu'ils n'ont absolument rien à mettre à la place.

A) *Disposition du noyau.*

Le noyau est toujours situé dans le cytoplasme ; il occupe normalement, soit la partie antérieure du corps (*Phacotus lenticularis*, *Carteria cordiformis*, *C. multifilis*, etc.), soit la partie médiane (*Chlorogonium*, *Cercidium*, *Chlamydomonas Monadina*, etc.), soit enfin la partie postérieure de la cellule (*Chlamydomonas Dilli*, *C. variabilis*, etc.). Il peut d'ailleurs subir des déplacements, en vue d'une division prochaine, ou par suite d'une variation dans la forme du chloroleucite ; ces changements de position ont été suffisamment indiqués dans la partie descriptive de ce travail, sans que nous ayons besoin d'y revenir.

Le diamètre du noyau est, dans l'ensemble de la famille, fonction du volume du corps ; c'est dans les grosses espèces, comme le *Chlamydomonas Monadina* et le *Chlorogonium euchlorum*, que l'on rencontre les noyaux les plus volumineux ; par contre, ils sont minuscules dans le *Chlamydomonas ovata* et le *Lobomonas Francei*, espèces très petites.

La forme est presque toujours sphérique ; nous citerons cependant l'exemple du *Carteria multifilis* comme une exception à cette règle. Le noyau dans les zoospores de forte taille que nous avons rencontrées, était appuyé

sur le chromatophore et, de ce côté, sa surface était devenue presque plane.

Il n'y a qu'un noyau par cellule, sauf dans les sporanges ou les gamétoспорanges : accidentellement cependant, on rencontre deux noyaux dans les jeunes zoospores (*Chorogonium euchlorum*).

### B) Structure du noyau.

Il serait fastidieux d'énumérer ici les diverses opinions qui ont été exprimées au sujet de cette structure; elles sont encore plus nombreuses et plus variées, s'il est possible, que celles qui se rapportent à la structure du cytoplasme : comme pour cette dernière, nous exposerons notre manière de voir actuelle dans la question.

Le noyau comprend une *membrane nucléaire*, un ou plusieurs *nucléoles* et un *nucléoplasme* contenant les chromosomes; ceux-ci semblent constituer le seul élément à individualité propre du noyau : en effet, au moment de la division indirecte, la membrane disparaît; les nucléoles se dissolvent et le nucléoplasme montre des propriétés analogues au cytoplasme et se mélange avec lui. Ces chromosomes dont l'importance doit être considérable, si l'on en juge par leur présence si générale dans toutes les cellules animales et végétales, par la complexité des phénomènes dont ils sont l'objet et leur concordance, sont eux-mêmes sujets à des modifications assez extraordinaires : ces éléments, très visibles pendant la karyokinèse, s'unissent après en un filament nucléaire qui s'amincit, s'étire et le plus souvent devient invisible au milieu du nucléoplasme. Les chromosomes, qui sont homogènes au moment de la division, montrent ensuite une structure particulière, lorsqu'ils sont réunis en un filament nucléaire; celui-ci consiste en une substance

homogène, contenant des granulations ou des disques chromatiques disposés en file unique; la substance homogène est désignée sous le nom de linine, elle renferme des granulations chromatiques.

a) *Membrane nucléaire.* — Le noyau, dans les Chlamydomonadinées, est toujours nettement délimité : la membrane nucléaire se présente quelquefois avec un double contour ; mais, lorsque le nucléoplasme et le cytoplasme sont chromatophiles tous les deux, il est impossible de la distinguer comme enveloppe spéciale ; la limite de séparation du noyau et du cytoplasme, dans ce cas, ne s'accuse que par une différence de coloration.

On lira avec profit, dans Henneguy (1), l'exposé des idées qui se sont fait jour au sujet de la nature et de l'origine de la membrane nucléaire ; nous n'avons pas à chercher avec Auerbach si elle est cytogène ou karyogène, puisque nous considérons le cytoplasme et le nucléoplasme comme une seule et même substance.

b) *Nucléoplasme.* — La structure du noyau dépend de deux facteurs différents, ce que l'on n'a pas jusqu'ici, à notre avis, suffisamment envisagé.

Le nucléoplasme, dont la parenté étroite avec le cytoplasme est surtout visible pendant la karyokinèse, éprouve comme celui-ci des différenciations nombreuses et de même ordre : il devient chromatophile ou reste achromatique, totalement ou en partie ; il devient granuleux ou reste homogène, totalement ou en partie ; il prend l'aspect réticulé, soit par un apport d'eau, ce qui donne le suc nucléaire, soit par un mélange de substance chromatophile et de substance incolore.

Les chromosomes, de leur côté, éprouvent des modifications nombreuses : dans le noyau-fille, immédiatement après la mitose, ils sont encore distincts dans du cyto-

(1) Henneguy : *loc. cit.*, p. 96-98.



plasme homogène ; puis, ils s'unissent peut-être en un cordon nucléaire qui s'allonge en se contournant ; à partir de ce moment, nous ignorons ce que deviennent les chromosomes dans les Chlamydomonadinées ; il est impossible de savoir dans quelle mesure ces éléments viennent compliquer la structure propre du nucléoplasme.

Le noyau des Chlamydomonadinées présente dans une même espèce les modifications que nous venons de signaler : nous les avons particulièrement bien observées dans le nucléoplasme des *Chlorogonium*.

Parmi les granulations chromatiques du noyau, il n'est pas toujours facile de distinguer celles qui proviennent d'un simple dépôt dans le nucléoplasme et celles qui appartiennent aux chromosomes. Il s'agit incontestablement des premières, lorsque le nombre en est inférieur à celui des segments chromatiques dans l'espèce considérée ; on peut en dire autant lorsque la grosseur de ces granulations est irrégulière. Cette difficulté que nous venons de signaler pour les Chlamydomonadinées où les chromosomes sont petits, globuleux ou légèrement allongés, n'existe plus au même titre lorsque les chromosomes sont plus gros et de forme filamenteuse.

Il faut avouer cependant que nous n'avons aucun critérium certain pour distinguer un grain de chromatine, qu'il soit déposé dans le nucléoplasme ou dans le cytoplasme, d'un chromosome entier ou de l'un de ses éléments constitutants ; les chromosomes, en effet, qui semblent jouer un rôle si important dans les cellules, nous paraissent à un moment donné aussi homogènes comme structure qu'un simple dépôt de substance de réserve.

Le nucléoplasme contient quelquefois comme le cytoplasme des granules qui ne se colorent pas par les réactifs de la chromatine : ils peuvent remplir toute la cavité nucléaire ; nous en avons vu de semblables, après l'action de l'iode, dans le *Chlorogonium euchlorum* ; ils se colo-

raient en jaune, comme ceux qui occupent assez souvent les extrémités de la cellule.

On voit que sur plusieurs points nos idées se rapprochent de celles de Carnoy ; celui-ci distingue dans le noyau un karyoplasme, un suc nucléaire et un boyau nucléinien ; le karyoplasme serait constitué par un *réticulum* et un *enchyléma*, comme le protoplasma ; le boyau nucléinien offrirait des dispositions très complexes.

Nous différons d'avis cependant sur un point fondamental : celui de la constitution même du *cytoplasme* et du *nucléoplasme* : nous les considérons, en effet, comme étant formés par une substance homogène pouvant présenter au cours de l'existence de la cellule les nombreuses *différenciations* que nous avons signalées.

Nous admettons, dans tout ce qui précède, que la chromatine est une substance diffusible, et en cela nous partageons l'avis de van Beneden et d'Henneguy. Le cytoplasme des Chlamydomonadinées fournit un exemple des plus démonstratifs de cette propriété ; dans quelques cas il devient aussi chromatophile que le noyau, sans cesser d'être homogène (*Chlorogonium euchlorum*, *Chl. Monadina*, etc.).

Cette chromatine peut se déposer à l'état de granules ou de grains, soit dans le cytoplasme, soit dans le nucléoplasme ; c'est une réserve pour les divisions du noyau.

Nous devons distinguer avec soin ces grains inertes de chromatine des chromosomes granuleux, malgré l'aspect semblable qu'ils présentent : ces derniers sont des éléments vivants qui sont imprégnés de chromatine en totalité ou en partie.

c) *Nucléole*. — Le noyau des Chlamydomonadinées ne renferme normalement qu'un nucléole central : après une bipartition nous en avons trouvé quelquefois deux petits.

Le nucléole occupe en général le  $\frac{1}{3}$  ou le  $\frac{1}{4}$  de la cavité nucléaire : sa substance est homogène ; elle a beau-

coup d'affinité pour la fuchsine acide, le vert de méthyle, le picro-carmin, l'hématoxyline, etc.

Au moment de la prophase, alors que le noyau lui-même augmente de volume, le nucléole se dissout peu à peu et disparaît complètement ; après la métaphase, on le voit se former à nouveau au milieu du peloton des chromosomes : d'abord très petit, il grossit et devient de plus en plus chromatophile ; les chromosomes pendant ce temps deviennent indistincts au milieu du nucléoplasme.

Le nucléole ne devient qu'assez rarement vacuolaire ; nous avons vu quelquefois une grande vacuole centrale dans le gros noyau sexuel du *Chlamydomonas Dilli*.

Les idées que nous venons d'exprimer sur la structure du noyau des Chlamydomonadinées s'éloignent plus ou moins sensiblement des théories générales régnantes.

Flemming, dans son ouvrage de 1882 sur la cellule (1), admet que le noyau se compose d'un réseau à mailles continues remplies de suc nucléaire et contenant des nucléoles indépendants du noyau. Schneider pense que le réseau se continue avec les fibrilles du cytoplasme, à travers la membrane nucléaire (2).

La même année, Strasburger (3), suivant en cela l'exemple de Balbiani (4), émettait l'idée que le noyau renferme un cordon continu replié sur lui-même ; il donne l'illusion d'un réseau parce qu'il se contourne en tous sens ; d'après Guignard, le réseau pourrait provenir de la soudure des anses du peloton (5).

(1) Flemming : *Zellsubst. Kern und Zelltheilung*. Leipzig, 1882.

(2) C. Schneider : *Untersuch. über die Zelle* (Arb. des Zool. Inst. Wien, V. IX).

(3) Strasburger : *Ueber den Theilungsv. der Zellkerne und das Verhältniss der Kernth. zur Zelltheilung* (Arch. f. mik. Anat. 1882).

(4) Balbiani : *Sur la structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de Chironomus* (Zool. Anz., 1882).

(5) Guignard : *Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire* (Ann. Sc. natur. Bot., 6<sup>e</sup> série, t. XVII, 1894).

Rabl, en 1884 (1), cherche à établir que le réseau chromatique provient d'une ramification à plusieurs degrés du filament nucléaire ; ce réseau baigne dans le suc nucléaire.

Ces théories, selon nous, ont le tort de ne faire entrer en ligne de compte dans la structure du noyau que le filament nucléaire et le suc nucléaire.

Le même reproche ne s'applique plus à la théorie de Carnoy (2) : d'après ce savant, le noyau comprend un *karyoplasme*, un *suc nucléaire* et un *boyau nucléinien* ; le karyoplasme serait constitué par un *réticulum* et un *enchyléma* comme le protoplasme lui-même ; le boyau nucléinien offrirait des dispositions complexes.

Cette manière d'envisager la structure du noyau semble avoir peu de partisans en dehors de l'école de Louvain ; Henneguy attribue la formation du réticulum à une coagulation produite par le réactif fixateur (3). En attribuant au karyoplasme et au cytoplasme une structure exclusivement réticulée, la même partout, Carnoy et ses élèves ne peuvent songer à voir leurs idées se répandre et s'imposer ; elles se trouvent en contradiction trop absolue avec la théorie filaire de Flemming et la théorie alvéolaire de Bustchli, qui rallient presque tous les suffrages.

Les nucléoles ont été interprétés de manières très différentes ; les uns y voient des portions renflées du réseau chromatique ; beaucoup les considèrent comme des formations nucléaires indépendantes. On a constaté fréquemment dans les cellules animales des déformations amiboïdes de ces corpuscules ; Balbiani, après avoir étudié avec soin la formation de vacuoles dans certains nucléoles (4), a été amené à les considérer comme un organe central de circulation, une sorte de cœur de la cellule. D'après

(1) Rabl : *Ueber Zelltheilung* (Morph. Jahrb., t. X, 1884).

(2) Carnoy : *La biologie cellulaire*, 1881.

(3) Henneguy : *loc. cit.*, p. 106.

(4) Balbiani : *Sur les mouvements qui se manifestent dans la tache germinative de quelques animaux* (C. R. Société de Biologie, 1864).

Schneider, les nucléoles seraient formés d'un feutrage de filaments entourés d'une sorte de membrane ; le plus grand nombre des auteurs s'accorde cependant à leur attribuer une structure homogène.

Rosen a distingué des nucléoles cyanophiles qui, d'après lui, correspondent à de simples renflements du réseau chromatique et des nucléoles érythrophiles ou eunucléoles (1).

Tous les corps désignés sous le nom de nucléoles n'ont pas nécessairement une signification absolument identique ; certains ne sont peut-être que des dépôts inertes de chromatine ; d'autres sont des éléments vivants ; c'est à ces derniers qu'il faudrait, selon nous, réserver le nom de nucléoles ; mais la distinction n'est pas facile.

#### RÉSUMÉ

Nos observations sur les Chlamydomonadinées sont insuffisantes, nous le savons, pour édifier une théorie complète de la cellule ; nous ne croyons pas inutile cependant de résumer brièvement la conception à laquelle nous sommes progressivement arrivé.

La cellule est formée par du protoplasma qui présente un grand nombre de différenciations diverses : pour les saisir, il faut prendre comme point de départ le *protoplasma homogène* comme celui des pseudopodes, des flagellums, etc. ; cette expression de *protoplasma homogène* signifie simplement que nous ne pouvons actuellement, avec les moyens dont nous disposons, reconnaître l'arrangement moléculaire ou micellaire de la substance vivante.

Les réactifs nous permettent de reconnaître une première différenciation dans le protoplasme homogène ; il

(1) Rosen: *Ueber tinctionelle Unterscheidung verschiedener Kern bestandtheile und der sexualkerne* (Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, t. V, 1892).

peut avoir de l'affinité pour les réactifs de la chromatine : il est *chromatique*. Plus souvent le protoplasme reste incolore sous l'action de ces mêmes réactifs ; il est alors *achromatique*.

Les autres différenciations proviennent soit de son *mode de distribution* dans la cellule, soit de *dépôts* qui s'effectuent à son intérieur.

Les premières ont donné lieu à la *théorie réticulaire*, à la *théorie vacuolaire* et à la *théorie alvéolaire* ; les autres ont donné naissance à la *théorie granulaire*.

La *structure réticulaire* peut être occasionnée par un mélange de protoplasme chromatophile et de protoplasme incolore ; elle est due plus souvent à une intercalation d'eau chargée de substances diverses en dissolution. Si les mailles sont limitées par des cloisons complètes, nous tombons dans la *structure alvéolaire* ou *vacuolaire*, qui ne se distinguent l'une de l'autre que par la grandeur des mailles.

Les *granulations fuchsinophiles* et autres qui se déposent quelquefois en grande quantité dans le protoplasma, donnent lieu à une *structure granulaire* qui peut s'ajouter aux précédentes pour les compliquer davantage.

Chacune des structures que nous venons d'énumérer, loin d'être exclusive, peut se montrer dans la *même cellule* associée aux autres ; elles ne sont que des manifestations de l'activité fonctionnelle de la substance homogène vivante.

Cette activité a entraîné également la différenciation d'éléments ayant pour objet plus spécialement des fonctions déterminées. Ainsi, dans une cellule de Chlorophyte, on distingue le *cytoplasme*, chargé plus particulièrement des mouvements de la cellule, de la nutrition superficielle, etc. ; le *chloroleucite*, qui réalise la nutrition holophytique ; le *noyau*, qui préside aux divisions cellulaires, etc. Dans chacun de ces éléments, le protoplasma conserve

les mêmes *propriétés générales* ; il est susceptible d'éprouver toutes les *modifications* de structure que nous avons énumérées. On peut cependant appliquer une désignation spéciale à chaque élément : nous distinguons le *cytoplasme*, le *chloroplasme*, le *nucléoplasme*.

Il est plus difficile de préciser la nature exacte des *pyrénoïdes* dans le chloroplasme, des *nucléoles* dans le noyau ; il nous paraît seulement tout à fait vraisemblable, sinon certain, que ces éléments ne sont pas simplement un dépôt de substance de réserve. Ce qui le montre bien, c'est la propriété qu'ils ont de pouvoir se diviser ; à notre avis, ils représentent une *condensation* de *protoplasme vivant*, lequel, à un moment donné, peut reprendre les caractères de protoplasma ordinaire ; sous l'état condensé, il est fortement chromatophile ; il peut également devenir vacuolaire ou même se séparer en sortes de fibres ou de réseau, mais à un degré beaucoup moindre que le simple protoplasma.

Nous venons de signaler des *différenciations* nombreuses du *protoplasma homogène* qui sont en rapport : 1° avec les *phénomènes généraux* de la vie cellulaire ; 2° avec une *attribution spéciale* à des fonctions déterminées. Il en existe une troisième variété chargée peut-être de la *transmission des caractères héréditaires*, ayant en tout cas un rôle important dans la sexualité. Si elles ont été mieux étudiées dans le nucléoplasme, où elles deviennent très apparentes pendant la karyokinèse, il nous semble probable qu'elles existent également, peut-être sous une autre forme, dans le cytoplasme. Dans le noyau, on leur a donné le nom de *chromosomes*, et leur réunion présumée constitue le *cordon nucléaire*. Les chromosomes se distinguent par leur grande chromatophilie ; celle-ci peut s'étendre à toute la masse lorsque les chromosomes sont libres ; elle se localise sur de petits éléments séparés par du protoplasme incolore dans le cordon nucléaire. Le

cordon nucléaire, dans le noyau à l'état de repos, devient fréquemment invisible au milieu du nucléoplasme, et on ignore jusqu'à quel point il conserve son individualité.

Dans le cytoplasme, de telles différenciations ne sont point en général apparentes : on est cependant en droit de se demander si quelques-unes des *fibrilles de Flemming* n'auraient point une signification analogue ; il faudra essayer de les suivre pendant toute la vie de la cellule.

Tel qu'il est formulé, avec ses imperfections certaines et inévitables, cet exposé aura-t-il une heureuse influence sur l'étude de la connaissance de la cellule ? L'avenir le dira, non sans nous apporter tout d'abord, sans doute, l'écho de nombreuses critiques. Les uns trouveront que cette théorie n'a aucun caractère d'originalité, ce qui est peut-être vrai ; les autres la combattront parce qu'elle va à l'encontre de trop de théories particulières ; quelques-uns remettront en question le point de départ et trouveront dans ce que nous considérons comme *protoplasma homogène* de nouvelles différenciations ; il arrivera alors ce qui s'est produit pour le *sarcode* de Dujardin. Qu'on veuille bien d'avance reconnaître pour notre justification que nous admettons parfaitement que la substance vivante n'est *en réalité* que *pseudo-homogène* ; si nous pouvions réellement pénétrer dans les secrets de son organisation intime et suivre les détails des réactions qui s'y passent, nous verrions toute autre chose. Naegeli (1), Weismann (2), pour ne citer que ceux-là, nous ont déjà, avec leur puissant esprit de divination et de généralisation, fait entrevoir une partie de cette constitution hypothétique de la substance vivante : mais dans le ressort de l'observation directe, il faut être moins exigeant.

(1) Naegeli : *Mechanisch-phy. Théorie der Abstamm.*, 1884.

(2) Weisman : *Essais sur l'hérédité et la sélection naturelle*, traduction H. de Varigny, 1892.



## CHAPITRE II

### LA DIVISION DU NOYAU

Le noyau, dans toute la famille des Chlamydomonadinées, se divise par karyokinèse; la division indirecte n'a été rencontrée que dans le genre *Chlorogonium*, où elle ne s'observait d'ailleurs qu'exceptionnellement (voir p. 100-102).

La division indirecte se produit rarement dans le courant de la journée pour les algues vertes; celles-ci, en effet, grâce à la nutrition holophytique, accumulent des réserves qu'elles utiliseront ensuite. Les *Spirogyra*, d'après Strasburger, ne se divisent que pendant la nuit, en général vers dix heures du soir. Les Chlamydomonadinées présentent une latitude plus grande pour l'observation: la karyokinèse a lieu quelquefois dans le courant de la journée; mais on peut la rencontrer plus sûrement à partir de quatre heures du soir environ; elle se continue jusqu'au lendemain matin; des récoltes fixées entre huit et neuf heures montraient encore de nombreuses divisions indirectes.

La durée du phénomène peut être déterminée approximativement; elle serait de deux à cinq heures, d'après les recherches de Flemming, de Peremescho et de Retzius, dans les cellules épithéliales de la Salamandre et du Triton; elle exigerait seulement une demi-heure, d'après Flemming, chez les animaux à sang chaud (1); chez les végétaux, Strasburger a étudié à ce point de vue les cel-

(1) Consulter Henneguy: *La cellule*, p. 365.

lules des poils staminaux du *Tradescantia* ; il a évalué la durée de l'anaphase à 1 heure 1½, ce qui fait, pour l'ensemble du phénomène, trois heures environ.

Chez les Chlamydomonadinées, la division indirecte s'effectue plus rapidement : dans le *Chlamydomonas Monadina*, la formation des zoospores dure trois heures à partir du moment où la cellule-mère devient immobile ; pendant ce temps, il s'est produit deux divisions séparées par un intervalle de repos ; chacune d'elles n'a donc exigé qu'une heure tout au plus. La karyokinèse est encore plus rapide, croyons-nous, dans les gamétosporanges de *Chlorogonium euchlorum*, pour les cinq bipartitions successives qui peuvent s'y produire : mais, comme le cytoplasme ne se fragmente qu'à la fin, il est difficile de connaître exactement le début de la première division du noyau.

On doit se demander tout d'abord sous quelle influence se produit la karyokinèse : ceci nous amène à parler de formations cellulaires dont on s'est beaucoup occupé chez les animaux et chez les végétaux et qui ont été désignées sous le nom de centrosomes de sphères attractives, de centrosphères, de corpuscule central, d'aster, etc.

Quelques années après la découverte des corpuscules polaires par Van Beneden, Flemming, Hertwig, l'idée vint de les considérer comme des centres d'attraction ; de là, le nom de sphères attractives employé par Van Beneden en 1883. Ce savant, en 1887, détermine la nature exacte de ces sphères attractives ; il signale leur division au cours de la karyokinèse et le dédoublement du corpuscule central. Boveri, la même année, donne le nom de centrosome au corpuscule central et reconnaît en lui le véritable agent de la division nucléaire et cellulaire (1).

Depuis cette époque, les travaux se sont multipliés à

(1) Henneguy : *La cellule*, p. 303-305.

l'infini, sans venir confirmer ou infirmer cette conception des centrosomes et de leur rôle.

Nous ne nous occuperons que des observations relatives aux cellules végétales; un examen rapide suffira à montrer les résultats contradictoires auxquels on est arrivé.

Guignard est le premier qui signale la présence de sphères attractives dans le règne végétal (1); il les suit aux divers stades de la division du noyau, et il indique leur mode de fusion lors de la fécondation dans le *Lilium Martagon* (2).

Overton dit incidemment, à propos de cette découverte, que l'endosperme jeune de *Ceratozamia* est un objet très favorable à l'étude des centrosphères; il les signale également dans les *Taxus*, les *Larix*, les *Leucojum*, les *Pæonia*, les *Aconitum*, etc. (3). Schaffner les décrit dans l'*Allium cepa*, le *Vicia faba*, le *Tradescantia rosea*, le *Lilium longiflorum*: leur nombre est de deux à l'intérieur des cellules au repos (4).

Demoor réussit à les voir dans les cellules vivantes des poils staminaux du *Tradescantia virginica*, grâce surtout à un abaissement de température (5).

Schottlander décrit également des centrosomes dans les organes sexuels des *Gymnogramme*, des *Chara* et des *Marchantia* (6).

(1) Guignard: *Sur l'existence de sphères attractives dans les cellules végétales* (Comptes rendus, Acad. des sc., 9 mars 1891).

(2) Guignard: *Nouvelles études sur la fécondation* (Ann. sc. nat., Bot., t. XIV, 1891).

(3) Overton: *On the reduction of the Chromosomes in the nuclei of plants* (Annals of Botany, vol. VII, 1893, p. 442).

(4) Schaffner: *The nature and distribution of attraction-sphères and centrosomes in vegetable cells* (The Botanical Gazette, 1894, p. 444-456).

(5) Demoor: *Contribution à l'étude de la physiologie de la cellule* (Archiv. de Biologie, 1895, t. XIII).

(6) Schottlander: *Beiträge zur Kenntniss des Zellkerns und der Sexualzellen bei Kryptogamen* (Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Breslau, 1892, p. 266-302).

L'existence de centrosomes semblait être ainsi établie d'une façon indiscutable dans les cellules des Phanérogames, des Gymnospermes et des Ptéridophytes ; une série de mémoires récents a tout remis en question.

Citons les observations d'Osterhout pour les *Equisetum*, de Juel pour les *Hemerocallis*, de Debski pour les *Chara*, de Mottier pour quelques Dicotylédones et Monocotylédones (1).

Ces auteurs n'ont jamais réussi à distinguer les centrosomes dans les plantes qu'ils ont étudiées ; Osterhout et Mottier ont vu que le fuseau bipolaire définitif commençait par montrer un nombre variable de pôles, souvent plus d'une douzaine ; ils estiment cette disposition incompatible avec l'existence de sphères attractives.

Guignard, après de nouvelles observations sur les cellules-mères polliniques de diverses Phanérogames (*Nymphaea alba*, *Nuphar luteum*, *Limodorum abortivum*), formule ses conclusions de la manière suivante :

« En résumé, dit-il, la formation des fuseaux pluripolaires, qu'elle soit accidentelle ou normale, ne peut être invoquée comme un argument sans réplique contre l'existence de centres dynamiques durant la division du noyau. Le cytoplasme laisse voir, à un moment donné, des corps distincts des granulations ordinaires. Il est possible que l'élaboration des figures pluripolaires soit en partie indépendante des éléments qui forment les centrosomes ; il peut se faire aussi que les centrosomes n'aient pas toujours une individualité morphologique distincte. Mais il n'en est pas moins certain que les plantes supérieures peuvent être pourvues d'éléments cinétiques différenciés, dont le rôle est le même que celui des corps analogues observés chez les plantes inférieures et chez les animaux (2). »

(1) *Cytologische Studien* (Jahr. fur. wiss. Bot., Bd., XXX, 1897).

(2) Guignard : *Les centrosomes chez les végétaux* (Comptes rendus,

Schaffner, de son côté, continue à admettre l'existence de centrosomes chez les Phanérogames (1) ; dans tous les matériaux examinés par lui, les fuseaux multipolaires provenaient soit de conditions pathologiques, soit d'accidents de préparations. Le noyau de l'*Allium cepa* est accompagné de centrosomes, même à l'état de repos ; ces centrosomes se divisent ordinairement au début de l'anaphase, quelquefois cependant plus tôt ou plus tard.

Fulmer, dans les *Pinus*, trouve aux pôles du fuseau des corpuscules pour lesquels on peut conserver, dit-il, le nom de centrosomes ; il ne les a pas rencontrés dans la cellule au repos, et ne peut se prononcer par conséquent sur leur caractère permanent ou transitoire (2).

La controverse s'est récemment localisée. Nous avons parlé précédemment des blépharoplastes à l'occasion du mode d'insertion des flagellums : ce sont des corpuscules colorables qui donnent naissance aux cils vibratiles des anthérozoïdes, chez les *Zamia* (Weber), les *Ginkgo* (Hirase), les *Cycas* (Ikeno) et les Ptéridophytes (Belajeff). Doit-on identifier ces blépharoplastes avec les centrosomes ? Guignard se prononce pour l'affirmative, et son opinion est partagée par Ikeno. Ce dernier, dans un mémoire remarquable (3), signale les transformations successives que subit le centrosome avant de former les cils de l'anthérozoïde, et il constate qu'Hermann vient de

Acad. des. sc., t. 125, 1897, p. 1148-1153). — Un nouveau mémoire vient de paraître sous ce titre : *Les centres cinétiques chez les végétaux* (Ann. sc. natur. Bot., 8<sup>e</sup> Série, t. V).

(1) Schaffner : *Karyokinesis in the root-tips of Allium cepa* (Botanical Gazette, vol. XXVI, 1898, p. 225-238).

(2) Fulmer : *Cell Division in Pine Seedlings* (Bot. Gazette, vol. XXVI, 1898, p. 239-246).

(3) Ikeno : *Untersuchungen über die Entw. der Geschlechtsorgane und der Vorgang der Befruchtung bei Cycas revoluta* (Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXXII, 1898).

décrire quelque chose d'analogue pour les spermatozoïdes de la Salamandre (1).

Mais, d'autre part, R. Shaw refuse à ces corps la signification de centrosomes ; les raisons qu'il en donne paraissent convaincantes, puisque la division du noyau peut se produire en dehors de leur intervention (2).

Nous avons déjà fait remarquer précédemment que le nodule d'insertion des flagellums des Chlamydomonadinées, lorsqu'il existe, ne peut avoir la signification d'un centrosome.

En résumé, on sait peu de choses sur l'existence des sphères attractives dans les Cormophytes ; nos connaissances sont un peu plus précises en ce qui concerne les Muscinées et les Thallophytes.

Farmer et Reeves ont signalé des centrosphères chez le *Pellia epiphylla* (3). Strasburger les a étudiées avec soin sur des préparations qui lui ont été communiquées par Farmer ; il reconnaît qu'elles se présentent avec une netteté qui est rare même chez les animaux ; elles sont constituées par une petite sphère au centre de laquelle on trouve quelquefois un centrosome : de la sphère, partent des stries très nettes, qui s'étendent assez loin dans le cytoplasme. Strasburger fait remarquer que les centrosphères ne sont pas visibles en dehors de la karyokinèse ; elles sont même le plus souvent absentes au stade fuseau : on ne les voit guère qu'au début de la prophase et à la fin de la métaphase (4).

(1) F. Hermann : *Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese* (Archiv. f. mikros. Ant. 1898).

(2) R. Shaw : *Ueber die Blepharoplasten bei Onoclea und Marsilia* (Berichte der deut. Bot. Gesellsch., Bd. XVI, 1898).

(3) Farmer et Reeves : *On the occurrence of centrospheres in Pellia epiphylla* (Annals of Botany, vol. VIII, 1894, p. 219-224).

(4) Strasburger : *Karyokinetische Probleme* (Jahr. fur. w. Botanik. Bd. XXVIII, 1895, p. 151-204).

Lorsqu'il s'agit des sphères attractives chez les algues et les champignons, il est bon de distinguer deux cas :

1° La sphère attractive est dépourvue de corpuscule central différencié : elle comprend des stries radiaires qui partent d'un amas granuleux de forme discoïde, comme dans l'asque des *Pezizes* (1), ou d'un amas homogène, de grosseur très variable, comme dans les tétraspores des *Corallina* (2) ;

2° Les stries radiaires partent d'un corpuscule réfringent ou centrosome qui peut se diviser. Swingle en a rencontré de cette forme dans les *Sphacelaria* (3), et Strasburger, dans les *Fucus* (4).

Fairchild, dans les *Basidiobolus*, décrit une autre disposition : les fuseaux nucléaires ont la forme de tonnelets et sont composés de plusieurs faisceaux de fils ; chaque faisceau se termine par un corpuscule colorable : l'auteur hésite à les assimiler à un centrosome (5).

Nous pourrions encore citer les Diatomées au nombre des algues chez lesquelles on a trouvé des centrosomes (6). Lauterborn a même donné quelques détails sur la manière dont le centrosome, qui est nu tout d'abord, se recouvre, au moment de la division indirecte, de stries radiaires (7) ;

(1) Harper : *Kerntheilung und freie Zellbildung im ascus* (Jahr. f. wis. Botanik, Bd. XXX, p. 249-284).

(2) Davis : *Kerntheilung in der tetrasporen mutterzelle bei Corallina officinalis v. mediterranea* (Berichte der deutsch. Botan. Gesellschaft, Bd. XVI, 1898, p. 266-272).

(3) Swingle : *Zur Kenntniss der Kern und Zellth. bei den Sphacelariaceen* (Jahr. f. wis. Botanik, Bd. XXX, p. 297).

(4) Strasburger : *Kerntheilung und Befruchtung bei Fucus* (Id., p. 351).

(5) Fairchild : *Ueber Kerntheilung und Befruch. bei Basidiobolus ranarum* (Id., p. 285).

(6) Butschli : *Ueber die sogenannten centralkörper der Zelle und ihre Bedeutung* (Verh. d. nat-med-Vereins zu Heidelberg, Bd. IV, 1881, p. 535).

(7) Lauterborn : *Untersuchungen über Bau, Kerntheilungen und Bewegung der Diatomen*, 1896, p. 55, 86.

ce centrosome disparaît aux derniers stades de la karyokinèse.

Ajoutons que l'on a parfois rencontré dans la cellule au repos, chez les algues et les champignons, des corpuscules colorables analogues à des centrosomes, sans d'ailleurs préciser leur rôle dans la division (Wager, Dangeard, Karsten, etc.) (1).

L'ensemble de ces divers travaux montre que les formations désignées sous le nom de centrosomes sont extrêmement polymorphes chez les végétaux. Pour se convaincre qu'il en est de même chez les animaux, il suffit de se reporter au mémoire tout récent d'Edouard Furst sur les sphères attractives de l'*Ascaris megalcephala* (2) ; la grosseur du centrosome varie beaucoup aux divers stades ; il est tantôt homogène, tantôt différencié en un corpuscule central colorable, entouré d'une zone incolore plus ou moins large.

On a discuté la question de savoir si, comme le pensait Boveri, les globules polaires étaient réellement dépourvus de centrosomes. Furst a rencontré dans ces globules, exceptionnellement, il est vrai, des centrosomes entourés de stries radiales semblables à ceux des spermatoctes : en général cependant, on n'observe qu'un fuseau avec des stries qui ne s'étendent point dans le cytoplasme ; aux deux pôles du fuseau et à son intérieur, existe un petit corpuscule colorable ; il semble que ce corpuscule puisse se diviser en vue d'une nouvelle bipartition du globule polaire. S'il s'agit bien là d'un centrosome, il faut admettre qu'il comprend le fuseau tout entier : ce dernier devient l'équivalent d'un noyau de protozoaire, abstraction faite des chromosomes. Le globule polaire devrait être alors considéré comme un centrosome renfermant les segments

(1) Consulter Zimmermann : *loc. cit.*, p. 124, 156.

(2) E. Furst : *Ueber centrosomen bei Ascaris megalcephala* (Archiv. f. Mikr. Anatomie Bd. 52, 1898, p. 97-131).



chromatiques; aussi bien peut-il être entouré de stries radiaires qui s'étendent dans le cytoplasme, ainsi que Furst l'a constaté dans l'*Ascaris lumbricoides* (1).

Chez les Chlamydomonadinées, malgré le très grand nombre de préparations que nous avons examinées, nous n'avons jamais vu qu'une fois quelque chose qui correspondait exactement à un centrosome; c'était dans le *Chlamydomonas Monadina*, à la première bipartition, au stade de la plaque équatoriale. A l'un des pôles du fuseau, se trouvait un tout petit corpuscule colorable entouré d'une auréole claire, limitée elle-même par une zone de protoplasme légèrement teinté; le corpuscule était dépourvu de stries radiaires. L'autre pôle était masqué par un repli du chromatophore.

Nous avons également rencontré en particulier dans le *Chlorogonium euchlorum*, des granulations que l'on aurait pu assimiler à des chromosomes, si leur présence avait été plus fréquente; il s'en trouvait même quelquefois deux à la limite du noyau à l'état de repos; ils étaient opposés l'un à l'autre, au contact externe de la membrane nucléaire ou plus ou moins engagés dans le nucléoplasme; comme ces corpuscules étaient dépourvus de stries radiaires, il nous a été impossible de les assimiler à des chromosomes. Nous en dirons autant de ceux qui se voient quelquefois, à l'anaphase, en dehors de l'arc chromatique formé par les chromosomes.

L'impossibilité où nous étions d'arriver à une certitude sur la nature de ces corps nous aurait découragé de recherches de ce genre, si l'examen de la bibliographie relative aux centrosomes ne nous avait donné l'explication de nos insuccès.

Nous avons suivi très souvent et très facilement, lorsque nos préparations étaient bien colorées, le contour du

(1) K. Furst: *loc. cit.*, p. 429, 430.

fuseau, au stade de la plaque équatoriale : chaque pôle se terminait en *pointe effilée*, ce qui exclut, dans ce cas, la présence d'un centrosome ordinaire ; la pointe venait souvent jusqu'au contact de l'ectoplasme. Nous considérons comme très générale cette disposition des pôles à venir affleurer dans les Chlamydomonadinées à la surface du corps ; on peut même supposer que c'est dans le but d'y prendre un point d'appui, et cela expliquerait, jusqu'à un certain point, l'absence de radiation dans le cytoplasme.

On voit suffisamment, par ce qui précède, combien sont confuses les idées actuelles sur la nature des centrosomes ; à chaque instant, on se heurte à des affirmations contradictoires : la même incertitude existe au sujet de leur rôle. Les uns considèrent ces corpuscules comme des centres d'attraction ; les autres y voient au contraire des centres de répulsion.

Lorsqu'on observe une bulle d'air plongée dans une émulsion de matière grasse ou albumineuse, on voit qu'elle est entourée d'irradiations. Butschli, qui a remarqué le fait, admet que la bulle se contracte et produit ainsi une traction sur la substance environnante : d'après lui, le centrosome se comporterait de la même façon (1).

Henking émet une opinion inverse (2) : il s'appuie sur ce fait qu'une goutte d'eau ou d'alcool tombant sur une surface enduite de noir de fumée détermine la formation de stries rayonnantes semblables à celles d'une sphère attractive ; il en conclut que les centrosomes sont les points de la cellule où s'exerce une pression répulsive.

Henneguy a comparé les figures karyokinétiques avec

(1) Butschli : *Ueber die Künstliche Nachahmung der Karyokinetischen, Figur* (Verhand l. d. Naturhist.-Mediz. Vereins zu Heidelberg, Bd. 5, 1893, p. 28).

(2) Henking : *Künstliche Nachbildung von Kernteilungs figuren* (Archiv. f. mikr. Anat., 1893, Bd. 41, p. 28).

celles que l'on obtient avec de la limaille de fer et un aimant (1) ; il ne considère pas toutefois ces reproductions artificielles comme étant susceptibles de nous renseigner sur le rôle des centrosomes.

Farmer n'accorde qu'une importance tout à fait secondaire aux centrosomes ; il ne les regarde même pas comme des organes morphologiques stables ; ce sont de simples points d'insertion, des granules ou peut-être des masses condensées qui n'ont aucune action directrice (2).

Le seul fait qui puisse être invoqué sérieusement en faveur d'une action attractive des centrosomes a été fourni par Henneguy : celui-ci a vu, chez la Truite, dans le cas de deux fuseaux nucléaires rapprochés, l'un des centrosomes exercer une influence perturbatrice sur la disposition et la répartition des chromosomes du second fuseau (3).

Nous nous refusons cependant à voir là autre chose qu'un cas tératologique et fortuit. En effet, les centrosomes manquent souvent, et la division indirecte ne s'en effectue pas moins suivant la marche ordinaire ; alors même qu'on arriverait à prouver l'existence constante de centrosomes, ce qui est actuellement invraisemblable, nous n'admettrions pas davantage leur rôle attractif. Chez les Chlamydomonadinées, les fuseaux nucléaires, par suite du manque d'espace, sont souvent très rapprochés les uns des autres ; comme, d'autre part, ils sont assez allongés, il en résulte que l'action perturbatrice des centrosomes aurait très fréquemment l'occasion de s'exercer ; or nous n'avons jamais rien vu qui rappelât l'observation, d'ailleurs fort intéressante, d'Henneguy.

(1) Henneguy : *loc. cit.*, p. 386.

(2) Farmer : *On Spore-Formation and Nuclear Division in the Hepaticæ* (Annals of Botany, t. IX, 1895, p. 508). — *Ueber Kernth. in Lilium-Antheren besonders in Bezug auf die Centrosomen-Frage* (Flora, t. LXXX, 1895, p. 38-55).

(3) Henneguy : *loc. cit.*, p. 305, fig. 205.

Nous exposerons plus loin notre opinion sur la nature des centrosomes et leur rôle ; il nous faut pour cela étudier d'abord la karyokinèse dans ses diverses manifestations.

#### A) LA PROPHASE.

La prophase comprend ordinairement : a) *Différenciation des chromosomes* ; b) *Formation du fuseau* ; c) *Grouperment des chromosomes en plaque équatoriale*.

a) *La différenciation des chromosomes* a lieu au stade de *spirème* ou de *peloton*. Dans les Chlamydomonadinées, le noyau augmente de volume : le nucléoplasme devient homogène et le plus souvent achromatique. Le nucléole qui, à un moment donné, était très gros, abandonne peu à peu sa substance ; son contour devient irrégulier, indécis : il finit par disparaître complètement ; on n'en retrouve plus aucune trace, lorsque le fuseau nucléaire est formé. C'est pendant la disparition du nucléole que s'individualisent en général les chromosomes : il est bon de remarquer cependant qu'ils sont souvent déjà constitués et indépendants, alors que le nucléole est encore intact et occupe le tiers environ de la cavité nucléaire.

Il est assez difficile de relier entre eux les divers aspects qui se produisent dans le noyau, au moment de la formation des chromosomes : avant la première division, nous avons bien vu, dans le *Chlamydomonas Monadina*, de fines granulations chromatiques qui semblaient faire partie d'un cordon pelotonné ; mais cette disposition est rare ; une seule fois, dans le *Chlorogonium euchlorum*, le noyau a montré un ruban chromatique homogène qui décrivait quatre tours en hélice sous la membrane. Le plus souvent, on ne distingue que des taches chromatiques ondulées, irrégulières : le nombre en est d'abord supérieur à celui des chromosomes ; finalement, on ne

trouve plus que les segments chromatiques eux-mêmes rubanés ou globuleux.

Entre deux divisions successives, les chromosomes se voient plus facilement ; ils se montrent alors sous forme de granules chromatiques, de bâtonnets ou de filaments très fins entremêlés en peloton.

En résumé, malgré leur petitesse, ces noyaux présentent au début de la prophase des modifications analogues à celles qui ont été observées ailleurs, chez les animaux et chez les végétaux.

Pendant que se différencient les chromosomes, le nucléole disparaît peu à peu : il était naturel d'établir entre les deux phénomènes une relation de cause à effet : on n'y a pas manqué.

Went a fait à cet égard des observations qui pouvaient paraître concluantes, en particulier sur les noyaux du sac embryonnaire d'*Hyacinthus orientalis* : il pensait que les nucléoles ou leurs fragments étaient incorporés directement dans le cordon nucléaire (1) et en modifiaient la chromatophilie.

O. et R. Hertwig (2), F. Reinke (3) expriment une opinion analogue ; ils considèrent que le nucléole représente une substance de réserve à l'usage des chromosomes.

Zacharias a fait remarquer que la chromatine des chromosomes ne peut provenir au moins directement des nucléoles, car ces derniers renferment bien de la plastine et de l'albumine, mais pas de nucléine (4).

(1) Went : *Beobachtungen über Kern und Zelltheilung* (Berichte der deutsch. Bot. Gesellschaft, Bd. V, 1887, p. 247-251).

(2) O. Hertwig : *La cellule et les tissus*, traduction C. Julin, Paris, 1894, p. 194-195. — R. Hertwig : *Ueber die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies* (Aus der Festschrift für Gegenbaur, 1896, p. 30).

(3) F. Reinke : *Zellstudien* (Archiv. f. mikrosk. Anat., 1894, Bd. 43, p. 410).

(4) Zacharias : *Kerwiderung* (Bot. Zeitung, 1888).

Strasburger, modifiant sa première opinion, est d'avis maintenant que le nucléole n'est point utilisé par les chromosomes ; il sert à la formation du fuseau achromatique (1).

Le nucléole dans les Chlamydomonadinées n'a très probablement aucun rôle dans la différenciation des chromosomes ; il nous est arrivé d'en voir un gros intact au milieu des segments chromatiques déjà globuleux ; d'autre part sa grosseur, dans plusieurs espèces, est égale sinon supérieure à la masse totale des chromosomes (*Chlorogonium euchlorum*, etc.).

Deux opinions principales existent au sujet de l'individualité des chromosomes.

1° *Les uns admettent que les chromosomes restent indépendants dans le noyau à l'état de repos.*

Cette idée, soutenue par Rabl dans son travail sur les noyaux des larves de Salamandre (2), a été adoptée par Strasburger. En faisant agir avec précaution l'eau de Javelle sur les noyaux de l'albumen (*Fritillaria*, *Galanthus*, *Leucoïum*) et des cellules-mères de pollen (*Lilium bulbiferum*, *Allium*), ce savant a cru remarquer, avant l'entrée en division, des filaments distincts : il en conclut que les chromosomes ne se soudent point entre eux ; ainsi s'explique naturellement la constance de leur nombre dans les divisions successives (3).

2° *D'autres pensent que les chromosomes s'unissent en un cordon nucléaire unique.*

(1) Strasburger : *Ueber Cytoplasmastr.* (Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXX, p. 378).

(2) Rabl : *Ueber Zelltheilung* (Morph. Jahrb., Bd. 10, 1885, p. 284 et 436).

(3) Strasburger : *Sur la division des noyaux cellulaires, la division des cellules et la fécondation* (Journal de Botanique, mars 1888, p. 81). *Ueber Kern und Zelltheilung im Pflanzenreiche* (Hist. Beitr., Heft 1, 1888, p. 36).

Cette manière de voir doit la faveur incontestable dont elle jouit actuellement aux observations de Balbiani sur les noyaux des larves du *Chironomus* ; le cordon nucléaire est visible dans le noyau au repos ; ses extrémités viennent se terminer à deux nucléoles distincts ou accolés. Balbiani, après avoir étendu ses recherches à divers autres sujets, est amené à conclure que, dans le plus grand nombre des cas, il existe un cordon unique pelotonné sur lui-même. Guignard, au cours de ses études sur la karyokinèse, s'est prononcé dans le même sens. « Les faits observés, dit-il, parlent plutôt en faveur de l'existence d'un filament chromatique ininterrompu chez le *Ceratozamia*, du moins dans les noyaux des cellules polliniques (1) ; dans un autre mémoire, consacré aux noyaux du *Lilium Martagon*, il confirme ses premières appréciations (2).

L'existence d'un filament nucléaire unique n'est pas, on le conçoit, sans soulever de nombreuses difficultés. La division transversale se borne-t-elle à isoler à la prophase, comme l'admet Boveri, les chromosomes qui se sont unis à la dernière métaphase ? Ou bien les segments chromatiques sont-ils simplement des portions quelconques du filament, ainsi que le pense Hertwig ? S'il ne s'agit que d'une soudure temporaire, l'individualité des chromosomes se trouve sauvegardée tout aussi bien que s'ils restaient indépendants ; dans l'autre cas, il est plus difficile de s'expliquer la constance du nombre des chromosomes.

En ce qui concerne les Chlamydomonadinées, les chromosomes sont trop petits pour que l'on puisse faire utilement une observation sur ces points litigieux. Cependant,

(1) Guignard : *Observation sur le pollen des Cyradées* (Journal de Botanique, t. III, 1889, p. 233).

(2) Guignard : *Nouvelles études sur la fécondation* (Ann. sc. nat., Bot., VII<sup>e</sup> série, t. XIV, 1891, p. 173, 183).

il est assez difficile de comprendre comment les nombreux segments chromatiques du *Chlamydomonas Monadina*, par exemple, arriveraient à se placer bout à bout pour constituer un filament unique ; dans quel but, ils se souderaient ainsi pour se séparer à nouveau.

Nous serions assez disposé à admettre que les chromosomes restent indépendants dans le noyau à l'état de repos ; leur substance s'augmente comme celle de la cellule elle-même : il arrive un moment où ils doivent se diviser : comme ils sont très allongés et entremêlés les uns dans les autres, la chose n'est pas possible sous cette forme ; ils se raccourcissent donc et se placent sur un même plan équatorial ; cette dernière disposition évitera les rencontres qui pourraient se produire si les chromosomes restaient mélangés.

La *structure intime* des chromosomes est généralement comprise de la manière suivante. Le cordon nucléaire renferme dans toute sa longueur une rangée de grains de chromatine ou nucléomicrosomes : ces grains sont réunis par des espaces incolores formés de linine ; parfois, les grains sont remplacés par de véritables disques colorables qui alternent avec des disques incolores. Cette constitution granuleuse ou striée du filament nucléaire a été adoptée à la suite des travaux de Baranetzki, de Balbiani, Pfitzner, etc. D'après Strasburger, on peut passer d'une structure à l'autre ; à la prophase, « pendant la contraction des cordons nucléaires, les granulations se rapprochent et se fusionnent, pour s'enrichir en même temps aux dépens de la linine, qui finalement ne forme plus que des bandes étroites entre les disques bien plus épais de chromatine (1). » Cette transformation en disques est le préliminaire de la scission longitudinale.

Guignard ne parle que de granulations : au départ de la

(1) Strasburger: *Sur la division des noyaux nucléaires*, loc. cit., p. 63



prophase, avant l'apparition du fuseau, « on distingue, dit-il, dans le substratum protoplasmique hyalin qui forme la masse fondamentale du filament, au lieu d'une file de granulations plus ou moins fusionnées, deux séries de granulations plus petites, qui sont l'indice d'un dédoublement longitudinal dans le filament, et ce dédoublement s'effectue avant qu'on n'observe des bouts libres dans le peloton nucléaire (1). »

Ces granulations se fusionnent plus tard et la substance des chromosomes devient homogène.

D'après Carnoy, le boyau nucléinien présente les plus grandes variations de structure ; parfois, comme dans la tête des spermatozoïdes, il se condense en une masse homogène ; ailleurs, il constitue un véritable tube, à l'intérieur duquel la nucléine se montre sous des aspects très différents, selon les noyaux.

Dans les Chlamydomonadinées, les chromosomes ne montrent ni granulations, ni stries ; en se différenciant, au début de la prophase, ils apparaissent dans le nucléoplasme achromatique comme des taches rubanées à contour indécis ; puis, en se condensant, leur substance devient plus sensible aux réactifs nucléaires ; la limite se précise et finalement devient très nette ; la structure de ces chromosomes n'a pas cessé d'être homogène, au moins en apparence. D'ailleurs, en admettant que le cordon nucléaire ait réellement une structure striée ou granuleuse, il nous serait difficile de l'apercevoir, puisque la grosseur d'un chromosome, dans plusieurs des espèces de la famille, n'est pas sensiblement supérieure à celle d'un nucléomicrosome ordinaire.

b) *Formation du fuseau.* — Le fuseau est d'origine cytoplasmique d'après les uns, d'origine nucléaire d'après les autres. La première opinion a été soutenue par Fol,

(1) Guignard : *Nouvelles études sur la fécondation*, loc. cit., p. 174.

Strasburger, Boveri, Van Beneden, Guignard, Henneguy, Schultze, etc. ; la seconde par Zacharias, Carnoy, Pfitzner, Schwarz, R. Hertwig, etc. Flemming a fait remarquer récemment qu'avant la disparition de la membrane, on remarque dans le noyau un réseau fibrillaire qui fournit en partie, sinon totalement, le fuseau achromatique (1).

Belajeff, à la suite de ses recherches sur les cellules-mères des grains de pollen du *Larix europea*, attribue au fuseau nucléaire une constitution mixte ; il serait formé de filaments nucléaires et de filaments cytoplasmiques (2).

Strasburger s'est d'abord montré un chaud défenseur de l'origine exclusivement cytoplasmique du fuseau, tout au moins chez les plantes supérieures (3) ; puis il a été conduit à exprimer une opinion à peu près semblable à celle de Belajeff ; il admet que seules les fibrilles les plus externes sont de nature cytoplasmique ; le reste du fuseau provient du noyau lui-même (4). Dans les cellules-mères des grains de pollen du *Larix europea*, le noyau, avant la disparition de la membrane nucléaire, contient, outre les chromosomes et les nucléoles, un réseau de fibrilles ; celles-ci, parla triple coloration de Flemming, se colorent en violet, alors que les granulations qu'elles renferment prennent une teinte rouge violet, comme les nucléoles. Les fibrilles forment le fuseau après disparition des granules ; ce fuseau, d'abord multipolaire, devient ensuite bipolaire. Strasburger pense que le nucléole est utilisé dans la constitution du fuseau, à titre de substance

(1) Flemming : *Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle*, II (Archiv. f. mikros. Anat., Bd. XXXVII).

(2) W. Belajeff : *Zur Kenntnis der Karyokinese bei den Pflanzen* (Flora, 1894, p. 430).

(3) Strasburger : *Ueber die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgrösse*, Jéna, 1893.

(4) Strasburger : *Karyokinetische Probleme* (Jahr, für wis. Botanik. Bd. XXVIII, 1895, p. 166).

de croissance. « Nicht dass dessen Substanz sich zu den Spindelfasern gestreckt hatte, sie diene den Spindelfasern vielmehr als Wachsthumsmaterial », *loc. cit.*, p. 167.

Nous constatons une nouvelle orientation dans les « Cytologische Studien » dont nous avons parlé précédemment à propos de la structure du cytoplasme (1). Osterhout constate que, chez les *Equisetum*, des faisceaux de fibrilles s'organisent, en dehors du noyau ; lorsque la membrane a disparu, ces faisceaux pénètrent à l'intérieur de la cavité nucléaire et ils vont s'unir à quelques rares filaments de linine ; le fuseau achromatique qui en provient est d'abord multipolaire ; il devient ensuite bipolaire (2). Mottier décrit également la formation du fuseau aux dépens de fibrilles cytoplasmiques qui divergent de nombreux centres et envahissent la cavité nucléaire après la disparition de la membrane ; le noyau ne renferme à ce stade aucune autre substance que du suc nucléaire (3) dans les *Podophyllum* et les *Helleborus*. Swingle a fait chez les Sphacelariées des constatations intéressantes (4) ; le noyau de ces algues conserve sa membrane pendant la karyokinèse ; elle ne disparaît qu'au moment de la reconstitution des noyaux-filles. A la prophase, de chaque centrosome, on voit des fibrilles pénétrer progressivement dans la cavité nucléaire qui est remplie à ce moment d'une substance granuleuse : les plus internes, dans le faisceau, se mettent en relation avec les chromosomes ; les autres conservent leur extrémité libre. Swingle admet que ces fibrilles sont les mêmes que celles qui divergent du centrosome dans le cytoplasme, lorsque le noyau est à l'état de repos. Le fuseau ne remplit pas la cavité nucléaire tout entière : dans les gros noyaux, l'espace annulaire souvent

(1) *Cytologische Studien* (Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. XXX, 1897).

(2) Osterhout : *loc. cit.*, 167.

(3) Mottier : *loc. cit.*, p. 178-180.

(4) Swingle : *loc. cit.*, p. 345.

assez large qui s'étend jusqu'à la membrane, est rempli de substance granuleuse.

Ainsi donc, l'origine du fuseau pourrait être cytoplasmique alors même que le noyau conserve sa membrane pendant la karyokinèse : la pénétration se ferait aux deux pôles, à partir des centrosomes.

Ce n'est pas la première fois que l'on fait provenir le fuseau achromatique des sphères attractives : cette idée a été soutenue par Ed. van Beneden, Platner, Boveri. Guignard admet également que dans le *Lilium Martagon*, après disparition de la membrane nucléaire, le cytoplasme s'avance à partir des sphères directrices et sous forme de *stries*, dans la cavité du noyau, occasionnant d'abord un rapprochement des segments chromatiques au centre de la cellule (1).

En dernier lieu, Strasburger, résumant ses propres travaux et ceux de ses élèves, admet que le cytoplasma comprend du protoplasma alvéolaire et du protoplasma filaire (2) : c'est ce dernier qui forme le fuseau.

Signalons enfin la constitution plus compliquée attribuée par Hermann au fuseau achromatique, à la suite de recherches sur les cellules testiculaires de la Salamandre (3). Le fuseau est double : sa partie centrale s'est formée lors du dédoublement des centrosomes, et les filaments s'étendent sans discontinuité d'un pôle à l'autre ; le fuseau périphérique comprend des filaments qui partent de chaque centrosome et vont se fixer sur les chromosomes.

L'étude du noyau des Chlamydomonadinées nous permet de prendre part à la discussion engagée.

(1) Guignard : *Nouvelles études sur la fécondation...*, loc. cit., p. 175.

(2) Strasburger : *Die pflanzlichen Zellhaute* (Jahr. f. wis. Botanik. Bd. XXXI) et *Cytologische Studien* (Id. Bd. XXX).

(3) Hermann : *Beitrag zur Lehre von der Entstehung der Karyokinetischen Spindel* (Archiv. f. mikr. Anat. Bd. XXXVII, 1891).

Examinons d'abord quels sont les caractères du cytoplasme qui entoure le noyau pendant la karyokinèse.

Le cytoplasme est fréquemment homogène ; il est chromatophile à des degrés variables : il ne présente jamais trace de radiations ou de fibrilles ; nous n'avons jamais du moins réussi à en voir, alors que nous constatons sans difficulté aucune la structure filaire du fuseau.

Le cytoplasme peut devenir achromatique comme dans le *Chlamydomonas variabilis* : chez cette dernière espèce, il renfermait de gros globules réfringents que nous avons signalés à la partie descriptive : les mailles du réseau étaient minces sans apparence de fibrilles ; elles entouraient directement le noyau

En résumé, nous ne trouvons pas autour du noyau en division, chez les Chlamydomonadinées, cette différenciation fibrillaire si générale dans les cellules animales et les cellules végétales : le cytoplasme est homogène ou alvéolaire, chromatique ou achromatique.

Quant au nucléoplasme, il est tout d'abord homogène à la prophase, et de plus, fréquemment achromatique ; mais, après la disparition du nucléole, il devient légèrement chromatophile ; avec le picro-carmin et l'hématoxyline, il prend une teinte rougeâtre. Cette propriété qui lui est sans doute communiquée par le nucléole, diminue en général dès la seconde bipartition ; dans les gamétanges des *Chlorogonium*, aux dernières divisions, il nous était impossible de différencier les fuseaux : leur contour restait indistinct ; les chromosomes seuls se coloraient.

Pour étudier l'origine du fuseau, il ne faut pas envisager les cas dans lesquels le cytoplasme entoure directement le noyau et possède d'autre part une chromatophilie égale à celle du nucléoplasme : on peut choisir d'abord ceux dans lesquels les deux protoplasmes ont une sensibilité différente aux réactifs colorants.

Lorsqu'on trouve, comme dans le *Chlamydomonas varia-*

bilis un noyau rempli de nucléoplasme chromatique à tous les stades de la prophase et même avant, alors que le cytoplasme environnant est incolore, il ne saurait y avoir le moindre doute sur l'origine nucléaire du fuseau.

Le cas inverse se produit quelquefois, mais il est moins concluant ; ainsi à la seconde bipartition, dans le *Chlamydomonas Monadina*, le fuseau peut rester incolore, alors que par la double coloration A, le cytoplasme est teinté en rouge.

Certains exemples sont encore plus instructifs que les précédents ; le noyau conserve quelquefois sa membrane jusqu'à un stade assez avancé de la karyokinèse ; il en est ainsi notamment à la première et à la seconde bipartition dans le *Chlorogonium euchlorum*. Le cytoplasme se trouve alors séparé du fuseau par un espace incolore, et il n'adhère souvent à celui-ci qu'aux deux pôles et parfois à l'équateur : sa limite est excessivement nette ; on est amené à conclure que le nucléoplasme et le nucléole ont été utilisés directement dans la constitution du fuseau.

Nous ne voulons pas dire cependant que le nucléoplasme contribue toujours seul à former le fuseau ; si le noyau n'en renferme qu'une quantité insuffisante, le cytoplasme intervient : c'est ce qui explique les divergences nombreuses qui se sont produites sur l'interprétation du phénomène, ainsi que les opinions successives de savants comme Strasburger. Il est bien évident que dans un gamétoporange de *Chlorogonium euchlorum*, le nucléoplasme du premier fuseau n'a pas suffi à la formation des seize fuseaux qui se produisent à la dernière bipartition : le cytoplasme en a fourni la plus grande partie, il s'est donc adapté très rapidement à sa nouvelle fonction.

Selon nous, les fuseaux peuvent donc, selon les cas, provenir du nucléoplasme ou du cytoplasme, ou encore d'un mélange des deux substances.

Le fuseau dans les *Chlamydomonadinées* n'est point un groupement de fibrilles dans du suc nucléaire : c'est une masse de substance légèrement chromatique ou plus fréquemment achromatique : les stries, à notre sens, ne détruisent pas son homogénéité ; on ne les aperçoit point lorsqu'on réussit par le picro-carmin et l'hématoxyline à obtenir une teinte rougeâtre : elles se voient bien, au contraire, lorsqu'on traite les cellules par la fuchsine acide et l'hématoxyline : elles n'ont point le caractère de fibres composées ou de fibrilles : nous les comparerions assez volontiers aux rides et aux plissements qu'un choc produit à l'intérieur d'un liquide, si nous n'ignorions leur nature exacte et la cause qui les produit. Le nombre de ces stries correspond à peu près au nombre des chromosomes. Nous désignons volontiers avec Strasburger cette modification du protoplasme, sous le nom de plasma filaire : mais nous ne sommes pas bien certain qu'elle corresponde au plasma filaire de Flemming : il y a probablement, comprises sous cette dénomination, des choses de nature très différente.

Dans le *Chlamydomonas Monadina*, nous avons trouvé une fois, de chaque côté de la plaque équatoriale, d'assez gros corpuscules dont nous ignorons la nature : ils étaient constitués par du protoplasme semblable à celui du fuseau, mais ils étaient nettement délimités et entourés par une zone plus claire. On ne saurait les confondre avec des nucléoles.

c) *Le groupement des chromosomes en plaque équatoriale* se fait lorsque le fuseau est définitivement constitué.

Le cordon chromatique, d'après Flemming, forme d'abord, à la périphérie du fuseau, une couronne festonnée composée d'anses ayant leur sommet tourné vers le centre du fuseau : c'est le stade *étoile* qui succède au stade *peloton*. Les anses qui représentent les chromosomes deviennent indépendantes : chacune a la forme d'un U ou

d'un V dont la pointe s'appuie sur le fuseau, alors que les deux branches divergent à l'extérieur.

Guignard, dans le *Lilium Martagon*, figure les chromosomes sous forme de bâtonnets : ces bâtonnets sont repoussés au centre du noyau par le cytoplasme qui s'avance, à partir des sphères directrices, pour constituer le fuseau ; ces bâtonnets se placent ensuite à l'équateur du fuseau et perpendiculairement à sa surface (1).

Strasburger et Mottie admettent (2) que dans les cellules-mères des grains de pollen et dans le sac embryonnaire, les chromosomes, à la première bipartition, ont la forme d'U ou de V et se comportent à peu près suivant le schéma de Flemming.

Belajeff établit des différences qui seraient en rapport avec la sexualité (3) ; ainsi, dans les noyaux végétatifs, les chromosomes auraient la forme d'anses ; mais dans les cellules-mères des grains de pollen, et dans le sac embryonnaire, à la première bipartition, les chromosomes en bâtonnets seraient accouplés par deux en forme d'X, de V ou d'Y ; à la division suivante, les bâtonnets se sépareraient simplement, d'où une réduction de moitié dans le nombre des chromosomes. Il résulterait de ces observations que le schéma de Flemming ne s'appliquerait qu'aux noyaux végétatifs.

Chez les Chlamydomonadinées, les chromosomes se placent sur un seul plan, dans toute l'épaisseur du fuseau ; ils sont serrés les uns contre les autres, formant une sorte de pavage assez régulier ; à cause de leur petite taille, on les voit sous forme de granulations ou de courts bâtonnets. Il n'en faudrait toutefois pas conclure qu'ils se comportent autrement que ceux des plantes

(1) Guignard : *Nouvelles études sur la fécondation*, loc. cit., p. 175.

(2) Cytologische Studien : loc. cit.

(3) Belajeff : *Ueber die Reductions theilung des Pflanzkernes* (Berichte d. deut. Bot. Gesells. Bd. XVI, 1898).



supérieures et des animaux : en effet, chez le *Chlamydomonas Monadina*, dans un cas très favorable, nous avons vu un des chromosomes nettement recourbé en anse, il occupait le bord de la plaque équatoriale.

Le nombre des chromosomes nous a paru assez constant pour une même espèce.

Le *Chlorogonium euchlorum* possède environ 10 chromosomes.

Le *Phacotus lenticularis* possède environ 6-8 chromosomes

Le *Chlamydomonas Monadina* — 30 —

Le *Chlamydomonas variabilis* — 40 —

Le *Chlamydomonas Dilli* — 10 —

Le *Carteria cordiformis* — 42 —

Toutefois, nous devons ajouter que dans le *Chlorogonium euchlorum*, nous avons cru voir quelques légères différences entre les sporanges et les gaméto-sporanges : dans les premiers, il nous arrivait de ne pouvoir compter que huit chromosomes à la plaque équatoriale, alors que nous en trouvions souvent une douzaine aux noyaux des gaméto-sporanges.

Ces variations sont faibles si on les compare à celles qui ont été signalées par Henri Dixon dans le *Lilium longiflorum*, où le nombre des chromosomes oscille de 16 à 32 pour les mêmes tissus (1).

## B) ANAPHASE (?).

L'anaphase comprend : a) Séparation des chromosomes ; b) Disparition du fuseau ; c) Reconstitution des noyaux-filles.

(1) H. Dixon : On the chromosomes of *Lilium longiflorum* (Proc. of the R. Irish Acad. sc., v. III, 1896, p. 707-720).

(2) Nous laissons de côté le terme de métaphase qui ne semble correspondre à rien de précis.

a) *La séparation des chromosomes est précédée par une division de ces éléments qui a pour but de maintenir leur nombre constant d'un noyau à l'autre ; cette division est longitudinale, ainsi qu'il résulte des observations de Flemming (1878), Retzius (1881), Guignard (1883), Heuser (1884), Van Beneden (1884), Rabl (1884). Le dédoublement longitudinal des chromosomes se produit à un moment variable de la prophase ; il est souvent difficile d'en déterminer le début : on admet que les granulations chromatiques du cordon, disposées d'abord en une série unique, grossissent et se dédoublent en deux séries parallèles ; de la sorte, la chromatine se trouve répartie régulièrement entre les deux segments chromatiques.*

Chez les Chlamydomonadinées, nous n'avons remarqué aucune trace de division des chromosomes, avant le stade de la plaque équatoriale : chaque chromosome est trop petit pour qu'on puisse se rendre compte par l'observation directe de son mode de dédoublement : on voit simplement la plaque équatoriale se séparer en deux nouvelles plaques qui s'éloignent l'une de l'autre.

La nature du mouvement qui conduit les chromosomes aux pôles du fuseau est loin d'être élucidée.

Les uns, avec Van Beneden, Boveri, O. Hertwig, Rabl, etc., admettent que les chromosomes sont attirés aux pôles du fuseau par une traction des filaments achromatiques.

Cette idée est certainement très séduisante : elle a été adoptée dans l'étude des cellules végétales par Belajeff, Mottier. Ce dernier distingue, dans le fuseau, les filaments *traciers* qui partent de chaque pôle et vont s'insérer sur les chromosomes et les filaments *conducteurs* qui s'étendent d'un pôle à l'autre : il en existe encore d'autres qui partent de chaque pôle et se terminent librement au

niveau de la plaque équatoriale. Les filaments tracteurs sont composés d'un faisceau de fibrilles (1).

Les objections à cette manière de voir ne manquent pas cependant ; le trajet de ces filaments tracteurs devrait être droit et non curviligne : leur raccourcissement devrait correspondre à un épaississement qui n'a jamais été observé ; le changement du fuseau en tonnelet ne s'explique pas davantage.

Si nous considérons plus spécialement les *Chlamydomonadinées*, nous constatons que les pointes du fuseau, au stade de la plaque équatoriale, sont très effilées et qu'elles viennent fréquemment s'appuyer à la surface du corps. Le fuseau est nettement délimité ; ce n'est point un espace vacuolaire traversé par des fibrilles : l'ensemble est formé par du protoplasme homogène dans lequel on observe des striations dont le nombre correspond à peu près à celui des chromosomes. Les deux plaques formées par les chromosomes se déplacent en sens inverse, tout en continuant à rester parallèles : elles ne diminuent pas sensiblement de diamètre, d'où l'aspect tonnelet si marqué, par exemple, dans le *Chlamydomonas Monadina* ; le protoplasma du fuseau conserve ses caractères entre les deux plaques ; les fibrilles connectives ressemblent aux stries que l'on trouve au stade de la plaque équatoriale. S'il existait réellement des filaments tracteurs, il semble que le diamètre des plaques devrait diminuer en s'approchant des pôles, sans modifier la forme du fuseau en son milieu ; de plus, avec une trentaine de chromosomes très rapprochés, il faut supposer autant de filaments tracteurs s'insérant juste à l'endroit voulu, se contractant tous en même temps et d'égale façon et disparaissant ensuite sans laisser de trace jusqu'à une

(1) David Mottier : *Ueber das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosaks* (Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, Bd. XXXI, p. 120).

nouvelle division. Comment se fait-il que, malgré les modifications dans le nombre des chromosomes, ces derniers aient toujours à point leur élément de traction ? il faut donc supposer à ces éléments une individualité qui complique singulièrement la notion de la cellule.

On doit à Strasburger une autre explication du mouvement des chromosomes ; d'après lui, les segments chromatiques se déplacent en glissant sur les filaments ; ils sont attirés par une force chimiotactique provenant des sphères attractives. Häcker a même cru constater un changement dans les centrosomes à ce moment ; de compacts qu'ils étaient, ils deviennent vésiculeux et laissent diffuser autour d'eux un liquide colorable qui serait l'agent de cette attraction chimique. Henneguy (1) partage l'opinion de Strasburger, et Gallardo essaie de lui donner une forme plus précise (2).

« Les centrosomes sont les centres de force correspondant à une force newtonienne de nature indéterminée ; ils sont de même potentiel, ce que démontre la position équatoriale et équidistante des centres de la zone neutre où se disposent les chromosomes avant leur division. La marche en directions opposées suivies par les anses jumelles indique nettement le signe contraire des forces qui les attirent. Le faisceau nucléaire et les radiations constituant l'amphiaster sont l'extériorisation des lignes de force du champ de force produit par les deux centrosomes. »

Sans vouloir en aucune façon diminuer le mérite de ces théories, nous devons à la vérité de dire qu'elles nous paraissent actuellement aussi peu vraisemblables l'une que

(1) Henneguy : *Loc. cit.*, p. 360.

(2) Gallardo : *Essai d'interprétation des figures karyokinetiques* (Ann. d. Mus. Nac. d. Buenos-Aires, V, 1896, p. 11-22). — *La Carioquinesis* (Ann. d. l. soc. Cientif. Argentina, XLII, 1896, p. 5-34). — Analyse de Matruchot : *Revue générale de Botanique*, t. X, 1898, p. 492.

l'autre : lorsqu'une Vampyrelle ou une amibe se divisent, chaque moitié tire en sens inverse de l'autre, jusqu'à complète séparation ; on n'a cependant pas à faire intervenir venant de l'extérieur une force chimiotactique ou des filaments tracteurs. Cette division résulte de l'activité propre des individus.

Il nous semble qu'il en est de même des chromosomes ; voilà des éléments auxquels on attribue un rôle important dans la cellule : on n'hésite pas à leur confier la transmission des propriétés héréditaires : on les voit disparaître pour réapparaître ensuite ; ils s'allongent, se raccourcissent, se pelotonnent ou se déroulent, se dédoublent, se segmentent ; faut-il donc nécessairement faire intervenir des forces externes de nature mécanique ou chimique, pour toutes ces modifications, et cela exclusivement ? A tout prendre, l'action chimique serait plus acceptable, parce que l'action mécanique suppose un moteur dont l'existence et le fonctionnement entraînent de nouvelles complications.

Nous trouvons plus naturel, tant que la question ne sera pas plus avancée, d'admettre provisoirement que les chromosomes se séparent, comme les deux moitiés d'une amibe, en vertu d'une activité qui leur est propre.

Lorsque les chromosomes se rapprochent des pôles du fuseau, nous avons remarqué qu'ils s'unissent parfois en une sorte de calotte ou de croissant d'aspect homogène ; nous ne saurions dire s'il faut voir là une véritable coalescence du genre de celle que l'on observe pour les chromosomes des anthérozoïdes ou s'il s'agit simplement d'un effet dû aux réactifs.

b) La disparition du fuseau commence au moment où les chromosomes se groupent à chaque pôle pour reconstituer les noyaux-filles ; déjà, à ce niveau, les fibrilles ont disparu ; les filaments connectifs du tonnelet persistent plus longtemps.

Strasburger a montré que la formation de la membrane était en rapport avec ces filaments, lorsque la cellule se divise en même temps que le noyau. Le nombre de ces fibrilles augmente probablement par division : elles se renflent à l'équateur ; l'ensemble de ces nodosités constitue la plaque cellulaire ; comme elles arrivent à se toucher latéralement, la plaque cellulaire devient continue (1). On a observé quelque chose d'analogue chez les animaux, sous une forme plus rudimentaire (Flemming, Henneguy).

Nous avons vainement cherché, dans les Chlamydomonadinées, la plaque cellulaire ou quelque chose d'analogue ; son absence nous permet de comprendre pourquoi les divisions du noyau ne correspondent pas toujours aux bipartitions de la cellule. D'ailleurs les cellules des divers genres renferment un gros chloroleucite, et la place manque pour une plaque cellulaire normale ; des cloisons plus ou moins épaisses de cytoplasme traversent le chloroleucite à l'endroit où doivent s'effectuer les bipartitions ; si la substance du fuseau intervient, ce n'est que d'une façon détournée, que l'observation directe ne peut mettre en évidence.

En résumé, le protoplasme du fuseau semble se diviser en deux parties : l'une continue à entourer les chromosomes à la reconstitution des noyaux-filles ; l'autre se mélange au cytoplasme. Il est possible que cette dernière, à cause de son homogénéité, soit employée plus spécialement à la formation des flagellums, de l'ectoplasme et même de la membrane.

Nous ne pouvons donner d'ailleurs qu'une seule observation à l'appui de cette manière de voir. Dans les gamétoporanges du *Chlorogonium euchlorum*, les bipartitions de la cellule ne se font que très tardivement ; on peut

(1) Strasburger : *Die pflanzlichen Zellhaute* (Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXXI, 1898, p. 511).

croire que ce retard a pour but de ménager la réserve de protoplasma homogène destinée à la formation des seize fuseaux nucléaires. \*

c) *La reconstitution des noyaux-filles ne nous arrêtera pas longtemps* ; les phénomènes que l'on observe à ce stade rappellent tout à fait ceux qui ont lieu à la prophase, lors de la différenciation des chromosomes : mais ils se produisent en sens inverse.

Les chromosomes groupés aux pôles du fuseau s'étirent en fils : ces fils se contournent en peloton, et il est impossible de dire s'ils s'unissent par la suite en un filament unique ou s'ils conservent leur individualité.

Pendant ce temps, une membrane nucléaire se forme ; le protoplasme du fuseau qui accompagnait les chromosomes, se condense au centre du noyau en un nucléole qui grossit peu à peu ; on observe parfois deux petits nucléoles.

Les chromosomes ont disparu en tant qu'éléments figurés discernables : les noyaux reprennent la structure de l'état de repos, décrite précédemment.

La karyokinèse, telle qu'on la comprend actuellement, est un phénomène complexe dont il est impossible de saisir la différenciation évolutive ; l'exposé qui précède montre que l'accord n'a pu se faire jusqu'ici, ni sur les causes de la division indirecte, ni sur son mécanisme, ni sur la nature des éléments figurés qui l'accompagnent.

Cette constatation nous justifiera d'avoir tenté une explication de la karyokinèse, comme suite à notre conception de la structure du cytoplasme et du noyau.

### *Essai sur la Karyokinèse.*

Le protoplasma d'une cellule comprend le *cytoplasme* et le *nucléoplasme* ; ce dernier renferme les *chromosomes*.

Dans le cytoplasme d'une cellule, on peut observer des différenciations d'éléments ayant pour rôle une fonction

déterminée : c'est ainsi que dans une cellule à chlorophylle, on observe des *leucites verts* ou *chloroleucites* qui sont chargés de la nutrition, holophytique. De même, pour la karyokinèse, il se produit une différenciation du protoplasme à laquelle on peut donner le nom de *leucite de division* ou *clasileucite* (1).

Cette assimilation va nous permettre de comprendre mieux les différences que peuvent présenter les *clasileucites* entre eux.

A) *Nature des clasileucites*.— On sait que les *chloroleucites* peuvent être dépourvus de tout élément figuré : il en est de même des *clasileucites* qui sont alors réduits au fuseau nucléaire.

Les *chloroleucites* possèdent souvent des corpuscules spéciaux ou pyrénoides qui sont susceptibles de se multiplier par *division* ou par *nouvelle formation* et qui peuvent disparaître momentanément.

Les *clasileucites* comprennent aussi assez souvent des éléments figurés ; ils occupent les deux pôles du fuseau et présentent un degré de complication variable ; nous désignerons la sphère achromatique sous le nom de *centrosphère* et le corpuscule colorable qu'elle renferme sous le nom de *centrosome* : ce dernier, qui est en général très petit, arrive dans certains cas à remplir la *centrosphère* : la *centrosphère* ou le *centrosome* sont fréquemment entourés de radiations qui s'étendent dans le cytoplasme et dans le fuseau. Comme les pyrénoides d'un *chloroleucite*, ces éléments peuvent se multiplier par *division* ou par *nouvelle formation* ; ils peuvent également disparaître momentanément du *clasileucite*.

Il nous semble donc qu'il n'y a pas lieu de s'obstiner à vouloir attribuer au *clasileucite* une structure identique dans tous les cas ; la seule partie indispensable est le

(1) De *κλάσις*, action de diviser.



~~fuseau~~ nucléaire ; il est vrai qu'il faut enlever du même coup aux centrosomes, centrosphères et radiations, tout rôle prépondérant dans la karyokinèse ; le seul fait que leur absence n'empêche nullement les phénomènes de la karyokinèse de se produire normalement, est de nature à justifier cette opinion.

Nous considérons le clasileucite comme un organe destiné à permettre le cheminement régulier des chromosomes vers chaque pôle ; c'est simplement une piste, un terrain de course, sur lequel évolueront les chromosomes, en vertu d'une force qui leur est propre.

Au début, chez les organismes inférieurs, c'est le nucléoplasme qui seul s'en différencie ; Schewiakoff l'a montré pour l'*Euglypha* (1) et Hertwig pour plusieurs infusoires et Actinosphères : nous-même, après Schaudin (2), l'avons constaté dans une amibe.

Le même fait se retrouve dans les globules polaires de l'*Ascaris*, dans les noyaux de certains mollusques, *Pterotrachea*, *Phyllirhoë* (3).

En général, cependant, la différenciation s'est étendue au cytoplasme ; parfois même, l'action de ce dernier a paru prépondérante.

Cela importe assez peu, puisque nous regardons le nucléoplasme et le cytoplasme comme une seule et même substance vivante, ayant des propriétés générales identiques, et pouvant se suppléer l'une l'autre.

Le clasileucite est donc constitué soit par du nucléoplasme, soit par du cytoplasme ; il résulte aussi souvent d'un mélange de ces deux substances.

Le fuseau est la seule partie essentielle du clasi-

(1) Schewiakoff : *Ueber die Karyokinetische Kerntheilung der Euglypha alveolata* (Morph. Jahr., Bd. XIII, 1888).

(2) Schaudin : *Ueber die Theilung von Amoeba binucleata* (Sitz. Ber. Ges. Naturf. Fr., Berlin, 1895).

(3) O. Hertwig : *La cellule*, loc. cit., p. 592.

leucite ; les centrosomes et les centrosphères sont, sans doute, au même titre que les pyrénoides des chloroleucites, des réserves ou des dépôts de protoplasme vivant qui peuvent être utilisés par le leucite ~~de~~ division ; les radiations qui en partent ne ~~sont~~ point caractéristiques du clasileucite. En étudiant la karyokinèse chez une amibe, nous ~~avons~~ rencontré assez fréquemment des radiations semblables autour du noyau à l'état de repos ; Furst en a vu également autour des globules polaires de l'*Ascaris lumbricoides* (1) ; les radiations ne représentent donc point nécessairement l'expression de forces attractives ou répulsives spéciales à la karyokinèse.

B) *Division et séparation des chromosomes.* — Les chromosomes, dans le noyau à l'état de repos, pour une raison que nous ne connaissons pas, s'allongent en filaments minces qui se contournent et s'entremêlent au milieu du nucléoplasme ; pour que les noyaux-filles soient, après la division, semblables à celui de la cellule-mère, il faut que chaque chromosome se divise en deux moitiés égales et que chacune des moitiés se rende ensuite dans un noyau différent. Cela est évidemment impossible, avec la disposition entremêlée ; il faut, au préalable, que les chromosomes se dégagent, deviennent libres : ils se raccourcissent, d'où le stade *peloton* ; ils prennent la forme d'anses, de bâtonnets ou de simples granulations ; la forme en U ou en V est un moyen pour les chromosomes de conserver une longueur assez grande tout en n'exigeant pas de trop grandes dimensions pour le leucite de division.

Le but ne serait pas atteint néanmoins si ces bâtonnets ou ces anses restaient mélangés ; il y aurait des rencontres fâcheuses dans la route en sens inverse que chacun des nouveaux chromosomes doit parcourir ; il est

(1) Furst : *Loc. cit.*, p. 130.

donc nécessaire qu'ils soient au départ sur un même plan ; d'où le stade de la *plaque équatoriale*.

N'oublions pas qu'ici, comme dans l'évolution des organes et des individus, la sélection naturelle et l'hérédité peuvent entrer en jeu pour produire et conserver les dispositions favorables à un but déterminé.

Les changements de forme que présentent les chromosomes pendant l'anaphase, résultent d'une *activité propre* de ces éléments ; pour leur évolution ultérieure dans le clasileucite, il nous semble naturel de faire intervenir cette même activité.

Nous admettons donc, tout au moins provisoirement, que les chromosomes se séparent après leur division comme les deux moitiés d'une amibe ; ils se dirigent en sens contraire dans le clasileucite sans que celui-ci ait une action directe sur le mouvement ; son rôle est de favoriser ce mouvement en offrant aux chromosomes un chemin dépourvu d'obstacles. Ce qui nous semble montrer l'activité propre des segments chromatiques, c'est que, dans leur marche commune, ils suivent des trajets à peu près parallèles, d'où la forme tonnelet du fuseau : s'ils étaient mus par des filaments tracteurs, ils suivraient une direction conforme à l'angle du fuseau.

L'existence d'une attraction chimiotactique ou magnétique aux pôles du fuseau est contestable ; remarquons d'ailleurs que, seule, elle ne suffirait pas à expliquer la répartition mathématique des chromosomes en deux groupes égaux ; il faudrait qu'elle commençât juste au moment voulu, c'est-à-dire au stade de la plaque équatoriale, et qu'elle n'eût d'action que sur les chromosomes tournés de son côté ; ce sont là des conditions presque impossibles à remplir, la moindre différence d'attraction aux deux pôles pouvant tout compromettre.

Nous n'ignorons pas les remarquables résultats auxquels on est arrivé dans le déterminisme des mouve-

ments (1). Nous savons, grâce aux belles expériences de Pfeffer (2), l'attraction qu'exerce l'acide malique sur les spermatozoïdes des Fougères et l'action de l'oxygène sur beaucoup d'organismes; à priori, il n'est donc pas impossible qu'aux pôles du fuseau existe une substance chimiotactique; mais, à notre avis, seule elle serait impuissante à départager les chromosomes et à produire leur séparation; nous ne voyons même pas la nécessité de la faire intervenir pour une période limitée de la karyokinèse, alors que pour les autres mouvements et changements de forme des chromosomes qui se produisent, à la prophase et à l'anaphase, il ne saurait en être question.

C) *Disparition du clasileucite*. — Le clasileucite disparaît à la fin de la division, lorsque son rôle est devenu inutile; sa substance est utilisée d'une façon qui est encore loin d'être connue dans tous ses détails. Une partie reste autour des chromosomes dans le nouveau noyau; c'est elle qui se condense bientôt en un nucléole; une autre partie se mélange au cytoplasme; il est assez vraisemblable de penser qu'à cause de ses propriétés spéciales, elle est plus particulièrement employée dans la formation des flagellums, des membranes, de l'ectoplasme, etc. Les centrosphères et les centrosomes, lorsqu'ils existent, semblent pouvoir quelquefois persister dans l'intervalle de deux divisions: en général, ils se trouvent situés alors dans le cytoplasme, mais on les a signalés également dans le noyau (3); il est alors assez difficile de les distinguer des nucléoles.

Il n'est donc pas étonnant qu'on ait cherché à faire

(1) Consulter Werworn : *Allgemeine Physiologie*, 2<sup>e</sup> édition, Iéna, 1897, p. 433.

(2) W. Pfeffer : *Locomotorische Richtungsbew* (Unters. aus dem bot. Inst. zu Tübingen, Bd. I, 1884; — Id. Bd. II).

(3) G. Karsten : *Ueber Beziehungen der Nucleolen zu den Centrosomen bei Psilotum triquetrum* (Berichte der deutsch. Bot. Gesellesch., 1893).

dériver nucléoles et centrosomes les uns des autres, sans d'ailleurs y parvenir d'une manière certaine, ainsi qu'on peut le constater avec Bräuer (1), Guignard (2) et Humphrey (3)

D) *Formation du clasileucite*. — La formation du clasileucite est loin d'être uniforme ; si les éléments figurés, centrosomes et centrosphères, ont persisté, ils se placent aux extrémités d'un même diamètre, et c'est à partir de ces points que commence la différenciation du clasileucite.

Lorsqu'ils n'existent pas, la différenciation peut commencer en de nombreux points à la fois : il en résulte des figures multipolaires : les divers centres se rapprochent ensuite pour constituer le fuseau bipolaire.

L'utilisation de la substance nucléolaire se fait toujours de bonne heure, et il semble qu'assez généralement les premières modifications qui apparaissent dans le nucléole correspondent étroitement au début de la différenciation du clasileucite.

Parfois même, en l'absence de centrosomes, c'est le nucléole qui semble jouer le rôle principal : la formation que B. Rawitz, par exemple, désigne sous le nom de sphère attractive, dans un travail tout récent (4), est pour nous simplement un nucléole ; cette confusion a dû se produire fréquemment.

E) *L'évolution du clasileucite*. — Nous ne connaissons pas encore suffisamment la karyokinèse dans les organismes inférieurs pour comprendre tous les stades de

(1) A. Brauer : *Zur Kenntniss der Spermatogenese bei Ascaris megalocephala* (Arch. f. mikr. Anat., t. XLII, p. 198).

(2) Guignard : *Sur l'origine des sphères directrices* (Journal de Bot., t. VIII, 1894, p. 241).

(3) Humphrey : *Nucleolen und Centrosomen* (Berich. d. deutsche. Bot. Gesellsch. 1894).

(4) B. Rawitz : *Untersuchungen über Zelltheilung. II* (Archiv. f. mikr. Anat. Bd. 53, 1898, p. 19-62).

l'évolution du clasileucite. Cependant, ce que nous savons permet déjà de répondre à certaines questions.

Le clasileucite, dans les êtres primitifs, n'est qu'une adaptation du noyau lui-même à sa nouvelle fonction : le nucléole se dissout dans le nucléoplasme et celui-ci reste toujours nettement délimité du cytoplasme. Dans l'amibe que nous avons étudiée, le fuseau au stade de la plaque équatoriale était encore peu allongé ; son contour était simplement elliptique. Mais, à l'anaphase, les deux groupes de chromosomes s'éloignent beaucoup l'un de l'autre en sens contraire ; le tonnelet devient très long ; les chromosomes continuent à rester réunis par une travée droite ou légèrement courbe dont la longueur atteint plus des  $2/3$  du diamètre de la cellule ; puis la rupture se fait et la substance du clasileucite n'est plus apparente qu'au voisinage des chromosomes. L'amibe est déjà à ce moment échan-crée profondément en son milieu. La karyokinèse n'est ici, en réalité, qu'une division directe dans laquelle les chromosomes se séparent en deux groupes après s'être segmentés ; cette transition nous montre que le clasileucite n'a été tout d'abord qu'une simple modification de la substance nucléaire.

Ceci explique pourquoi certains auteurs en sont arrivés à comparer le noyau des Protozoaires et les globules polaires à un centrosome renfermant les chromosomes (1). Cette idée n'était pas sans avoir quelque chose de vrai, ce que nous exprimerons en disant qu'à l'origine, le clasileucite n'était qu'une différenciation du nucléoplasme ; plus tard, d'autres éléments sont intervenus dont le rôle ne saurait être essentiel, puisqu'en leur absence la segmentation des chromosomes et leur séparation en deux groupes se produit néanmoins.

Le nucléole seul, qui se montre dès l'origine, a une

(1) Consulter Furst : *Loc. cit.*, p. 129-130.

importance capitale dans la formation du clasileucite : il suffit pour s'en convaincre de considérer la karyokinèse chez les Euglènes.

Elle a été décrite d'abord par Blochmann qui a vu le gros nucléole du noyau s'allonger en biseau, s'étirer et se séparer en son milieu (1) ; les chromosomes s'allongent eux-mêmes et se disposent en deux groupes autour des deux nucléoles-filles ; Blochmann incline à considérer ce nucléole, à cause de sa situation, comme analogue au fuseau central d'Hermann. Keuten, qui a étudié cette division à nouveau, désigne cette formation sous le nom de nucléole-centrosome (2).

Nous avons suivi cette division dans l'*Euglena sanguinea* où elle est beaucoup plus intéressante encore. Le nucléole, dans cette espèce, est très gros ; en s'allongeant, il se fragmente en un nombre variable de bâtonnets ou de filaments parallèles qui restent distincts sur toute ou partie de la longueur ; l'axe de division formé par ce nucléole est souvent très long ; les filaments nucléolaires, à n'en pas douter, commandent la division ; leur ensemble peut être comparé à un fuseau dans lequel n'interviendrait pas le nucléoplasme. Chez l'Euglène, le nucléoplasme continue d'englober les chromosomes qui sont très nombreux. Ainsi, dans ce genre, le nucléole est un élément vivant qui, à un certain moment, provoque la division du noyau ; on peut s'en rendre compte parce qu'il ne cesse pas d'être visible pendant la karyokinèse. Il est assez naturel de supposer, on en conviendra, que dans les fuseaux achromatiques ordinaires, la substance du nucléole joue un rôle analogue, bien qu'elle se mélange intimement à du nucléoplasme ou à du cytoplasme.

(1) Blochmann : *Ueber die Kerntheilung bei Euglena* (Biol. Centralbl. Bd. XIV, 1894).

(2) Jacob Keuten : *Die Kerntheilung von Euglena viridis* (Zeitschrift. f. wiss. Zoologie. Bd. 60, 1895, p. 245-233).

L'étude de la division du noyau dans les Euglènes, sur laquelle nous aurons l'occasion de revenir plus longuement, nous a confirmé encore dans l'idée que la séparation des chromosomes n'exigeait ni filaments tracteurs, ni action chimiotactique.

Cet essai sur la karyokinèse permet de concilier, dans une certaine mesure, les résultats d'observation fournis par les nombreux auteurs qui se sont occupés de la division du noyau; il permet d'appliquer à cette division les lois qui ont présidé à l'évolution des organes et des individus.

---



## CHAPITRE III

### LA REPRODUCTION DE LA CELLULE

La reproduction est asexuelle ou sexuelle : nous examinerons séparément l'une et l'autre.

#### 1° LA REPRODUCTION ASEXUELLE.

La reproduction asexuelle est, chez les Chlamydomonadinées, une multiplication par spores, et la cellule-mère qui les produit est un sporange.

Dans ces Algues unicellulaires, le sporophyte, c'est-à-dire l'individu végétatif, est unicellulaire et se transforme directement en sporange. Chez la plupart des plantes, le sporophyte est au contraire pluricellulaire, et certaines cellules seules produisent les sporanges ; il n'existe alors aucune difficulté pour séparer le stade végétatif du stade reproducteur ; à partir de l'organisme unicellulaire, les premières divisions donnent naissance à des cellules qui restent réunies et s'agencent de diverses façons pour former le sporophyte propre à l'espèce ; elles n'ont aucun rapport avec la reproduction : plus tard seulement, d'autres divisions se montrent dans des organes spéciaux du sporophyte et sont des divisions dépendant de la reproduction.

Une distinction aussi tranchée n'existe pas chez les Chlamydomonadinées ; toutefois, il y a lieu d'être réservé : et il ne faut pas affirmer trop vite que le développement de ces algues ne renferme rien de comparable à celui des sporophytes pluricellulaires. Dans certaines algues, pres-

que toutes les cellules sont susceptibles de se transformer en sporanges ; certaines seules se détruisent et disparaissent : plus le degré de différenciation du sporophyte est élevé, plus le nombre des cellules mortelles augmente.

Or, il n'est pas absolument certain que, chez les Chlamydomonadinées, toutes les cellules soient nécessairement capables de se transformer en sporanges.

Nous avons fait remarquer à la partie descriptive, p. 100-102, que, dans certaines cellules du *Chlorogonium euchlorum*, la division du noyau était directe : il n'est pas douteux que, dans les cellules d'un sporophyte ordinaire, ce mode de division est une marque de sénilité. D'autre part, comme nous l'avons dit, certains auteurs admettent une division directe régénérative, précédant la naissance des cellules-mères séminales. Il ne nous a pas été possible de nous prononcer d'une manière certaine dans un sens ou dans l'autre, mais la question est posée pour les organismes unicellulaires : elle est assez importante pour attirer maintenant d'une manière particulière l'attention des observateurs.

Il sera bien intéressant, par exemple, d'étudier à ce point de vue les Volvocinées : dans la plupart des genres (*Gonium*, *Pandorina*, etc.), toutes les cellules sont capables de fournir de nouvelles colonies ; or, dans les *Volvox*, il n'en est plus de même ; quelques-unes seulement se transforment en colonies-filles, ou en gamètes. Ne serait-ce point que les dernières divisions des noyaux, à la formation définitive des colonies, présenteraient des différences ; que les unes auraient lieu par karyokinèse et les autres par division directe ?

Nous livrons cette appréciation à nos collègues en algologie, craignant de manquer du temps nécessaire et des matériaux d'étude indispensables pour mener nous-même à bien cette vérification.

Chez les Chlamydomonadinées, la division du noyau se

fait normalement par karyokinèse ; le nombre des spores formées dans chaque sporange est rarement de deux, plus souvent de quatre, quelquefois de huit, assez exceptionnellement de seize ou davantage.

Le sens des cloisonnements successifs ne saurait servir, dans un genre déterminé, à établir un groupement d'espèces ; il est soumis, en effet, à des variations qui dépendent de la situation des fuseaux ; ceux-ci sont souvent placés dans un espace restreint et ils prennent, comme nous l'avons vu, des positions assez différentes. La première division seule a de la fixité ; elle est perpendiculaire à l'axe dans le *Chlorogonium euchlorum*, dans le *Chlamydomonas Dilli*, le *Chl. variabilis*, etc. ; elle est parallèle à l'axe dans le *Phacotus lenticularis*, le *Chlamydomonas Monadina*, le *Carteria cordiformis*, etc.

La cellule qui se transforme en sporange, peut continuer à se mouvoir pendant la formation des zoospores, comme dans le *Chlorogonium euchlorum* ; plus souvent, elle perd ses flagellums et passe à l'état de repos, comme dans le *Chlamydomonas Dilli*, et le *Chl. variabilis*.

Il ne faut pas confondre ces sporanges immobiles avec des colonies palmelloïdes ; dans ces dernières, les cellules elles-mêmes sont inactives et dépourvues de flagellums ; elles végètent et se reproduisent au milieu d'une substance gélatineuse qu'elles sécrètent en plus ou moins grande abondance. Nous avons rencontré de belles colonies palmelloïdes dans le *Phacotus lenticularis* et le *Chlamydomonas Dilli*.

La bipartition de la cellule suit d'assez près la division du noyau ; la limite de séparation est d'abord indiquée par une lame de cytoplasme homogène, à laquelle succède ensuite une cloison incolore qui se dédouble ; cette séparation n'est pas toujours terminée à la seconde mitose ; dans le *Phacotus lenticularis*, les bipartitions de la cellule sont souvent très en retard sur les divisions du noyau.

L'orientation des zoospores, dans le sporange, a pu être déterminée pour plusieurs espèces ; le *Chlamydomonas Dilli* est particulièrement favorable à ce genre d'observation à cause de la disposition de son cytoplasme. Nous avons constaté que, dans un sporange à deux zoospores, ces zoospores sont, selon les cas, tournées du même côté, ou orientées en sens inverse ; il en est de même lorsque le sporange renferme quatre zoospores : dans chaque couple, l'orientation varie de la même manière. Nos dessins du *Chlamydomonas Monadina* représentent fréquemment les zoospores de chaque couple ayant leur avant du même côté ; dans le *Carteria cordiformis*, au contraire, les zoospores sont orientées en sens inverse.

La structure des zoospores, au moment de leur formation, est souvent très différente de ce qu'elle devient dans la cellule adulte ; les rapports du cytoplasme et du chloroleucite se modifient. Pour s'en rendre compte, il suffit de se reporter à la description du *Chlamydomonas Monadina* et du *Carteria multifilis* ; on y verra que les jeunes zoospores, au moment de la séparation, ont leur cytoplasme disposé latéralement en bande pariétale, alors que, plus tard, il se trouve dans une chambre axiale limitée par le chloroleucite.

Chez les Briophytes et les plantes vasculaires, la formation des spores, dans la cellule-mère, est accompagnée d'une division réductrice : le nombre des chromosomes diminue de moitié. Chez les Chlamydomonadinées, on n'observe aucun changement dans le nombre des chromosomes : il reste constant, ou à peu près, pour une même espèce, au cours des diverses générations asexuelles qui se succèdent.

## 2° LA REPRODUCTION SEXUELLE.

La reproduction sexuelle, chez les Chlamydomonadinées, consiste dans la copulation de deux zoospores sexuées

ou gamètes; ces gamètes sont formés dans des gamétosporanges.

A) *Caractères des gamétosporanges.*

Les gamétosporanges ressemblent extérieurement aux sporanges ordinaires de l'espèce; l'étude de la structure nous a cependant permis de les distinguer les uns des autres, dans le genre *Chlorogonium*.

La disposition du cytoplasme, dans les gamétosporanges, diffère un peu de celle qui existe dans les sporanges ordinaires; les trabécules sont beaucoup plus nombreux: ils divisent le chloroleucite en îlots renfermant un ou plusieurs pyrénoides.

Les sporanges ordinaires du *Chlorogonium euchlorum* n'ont pas en général de grains de chromatine; le cytoplasme des gamétosporanges en est rempli: ces granules qui sont fuchsinophiles, comme nous le savons, constituent sans doute une réserve destinée aux nombreuses divisions nucléaires: on les voit disparaître, en effet, aux derniers stades de la formation des gamètes: ceux-ci en sont complètement dépourvus.

Dans les sporanges, la bipartition de la cellule suit d'assez près la division du noyau; dans les gamétosporanges, en général, le noyau se divise d'abord plusieurs fois de suite et le protoplasme ne se fragmente qu'à la fin. Si l'on admet qu'une partie de la substance du clasileucite est utilisée pour l'ectoplasme et la membrane, ce retard dans la bipartition de la cellule s'explique: le clasileucite primitif fait place à deux, quatre, huit, seize nouveaux clasileucites; leur volume total est bien supérieur à celui du début; il a donc fallu que le plasma filaire du fuseau, au lieu d'être utilisé partiellement à chaque division nucléaire pour l'ectoplasme et la membrane, fasse au contraire des emprunts importants au cytoplasme;

malgré cela, sa quantité reste encore insuffisante à fournir des membranes aux gamètes : ceux-ci sont nus.

Les gamètes ne possèdent qu'un pyrénocyste, alors que les zoospores ordinaires en ont plusieurs ; ils sont donc revenus à la structure du type primitif des Chlamydomonadinées qui s'est conservé dans la plupart des genres et ne comporte qu'un pyrénocyste dans le chlorocyste.

Il est même remarquable de voir que ces gamètes se montrent avec une forme variable : ils sont sphériques dans certaines cultures, fusiformes dans d'autres. Lorsqu'ils sont sphériques, le chlorocyste est recourbé en croissant et limite ainsi une chambre renfermant le cytoplasme, ce qui rappelle la structure de certains *Chlamydomonas* ; lorsque les gamètes sont fusiformes, le cytoplasme reste disposé en bande pariétale, comme dans les zoospores ordinaires. Ce simple fait montre comment les deux types principaux de structure que l'on trouve chez les Chlamydomonadinées, ont pu prendre naissance aux dépens d'une forme ancestrale unique, semblable aux *Chlorogonium*.

Toutes les divisions du noyau, dans les gamétosporanges, ont lieu par karyokinèse ; le premier fuseau est parallèle à l'axe, mais dès le stade 3, la direction des fuseaux est quelconque, au moins en apparence : il est certain du moins que cette direction est variable, puisque le groupement des zoospores dans un gamétosporange n'est pas toujours le même (fig. 6, p. 103).

#### B) Mode d'union des gamètes.

On peut distinguer deux cas principaux : a) les gamètes sont nus ; b) les gamètes sont pourvus d'une membrane.

Dans le mode de formation de l'œuf, on dit qu'il y a *isogamie*, lorsque les gamètes se ressemblent et se comportent de la même manière, lors de la fusion ; on dit

qu'il y a *hétérogamie*, lorsque les deux gamètes sont dissemblables de forme ou se comportent d'une manière différente lors de la fusion.

a) Lorsque les gamètes sont nus, on peut rencontrer l'*isogamie* et l'*hétérogamie* associées dans une même espèce, ainsi que le prouvent nos observations sur le *Chlorogonium euchlorum*; nous avons vu, en effet, que l'union peut se faire entre des gamètes globuleux et des gamètes fusiformes; plus souvent, les deux gamètes sont fusiformes: la copulation est assez rare entre gamètes globuleux (fig. 6, p. 103).

Qu'il y ait *isogamie* ou *hétérogamie*, l'union des deux cellules sexuelles a toujours lieu à peu près de la même façon: les deux gamètes se prennent par leurs flagellums en se plaçant perpendiculairement l'un à l'autre, ou en faisant ensemble un angle aigu; dans le premier cas, la fusion s'opère par raccourcissement de l'axe: dans le second cas, la fusion débute au niveau des flagellums et elle s'étend progressivement jusqu'à la partie postérieure des gamètes.

La durée du phénomène est excessivement variable; parfois, il n'exige que quelques minutes; d'autre part, il n'est pas rare de voir les deux gamètes, unis par leurs flagellums, continuer à se balancer, pendant une demi-heure ou une heure, avant d'effectuer leur union.

Les flagellums disparaissent; les deux cytoplasmes se fusionnent; il en est de même des deux noyaux; la surface se recouvre d'une membrane: l'œuf est formé.

b) Lorsque les gamètes sont *tégumentés*, l'*isogamie* et l'*hétérogamie* s'accusent davantage.

Nous avons décrit autrefois l'*isogamie* dans le *Chlamydomonas Morieri*. Les gamètes ne présentent aucune différence sensible entre eux, ni comme forme ni comme grosseur. Ils se joignent par l'extrémité antérieure et conservent leurs flagellums quelque temps: les deux proto-

plasmes commencent à se retirer de la partie postérieure de chaque cellule et ils viennent se fusionner à l'avant, où une communication s'est établie entre les deux gamètes. Les flagellums disparaissent, l'œuf se recouvre d'une membrane propre qui se trouve entourée symétriquement de chaque côté par les enveloppes vides des gamètes.

Nous avons retrouvé quelque chose de semblable dans le *Chlamydomonas ovata* sp. nov.; toutefois, les membranes sont abandonnées d'une façon un peu différente. Les deux gamètes se réunissent par l'extrémité antérieure, en faisant entre elles un *angle aigu*: la fusion s'opère à l'avant; les deux protoplasmes abandonnent graduellement l'extrémité postérieure du corps; finalement, les deux gamètes quittent complètement les membranes d'enveloppes et se confondent en une sphère à quatre flagellums qui bientôt devient immobile et constitue l'œuf (fig. 17, p. 147).

L'hétérogamie est très prononcée dans le *Chlamydomonas Monadina* où elle a été bien étudiée par Goroschankin. On distingue, dans cette espèce, des macrogamètes qui représentent l'élément femelle et des microgamètes qui peuvent être considérés comme les éléments mâles; les premiers naissent par deux ou quatre dans les gaméto-sporanges; les autres au nombre de huit, plus rarement de quatre. La copulation n'a jamais lieu entre gamètes de même grosseur; elles s'assemblent par la partie antérieure; les flagellums disparaissent et la fusion commence. Le contenu du microgamète, abandonnant sa membrane, passe en entier dans la cellule femelle où l'union se produit entre les protoplasmes et les noyaux (fig. 13, p. 133); l'œuf se contracte et s'entoure d'une membrane propre.

La formation de l'œuf, dans le *Carteria multifilis*, échappe à nos classifications; les gamètes sont nus ou tégumentés; lorsqu'ils sont recouverts d'une membrane, les gamètes qui s'unissent sont de même grosseur ou de taille



inégaie ; ils abandonnent leur membrane de façon variable pendant la copulation (fig. 19, p. 155).

C) *La fusion des noyaux.*

La fusion des deux noyaux des gamètes en un seul constitue l'acte essentiel de la fécondation ; il suffit, pour en comprendre l'importance, de se reporter à ce que nous avons dit, dans un précédent travail, sur l'autophagie sexuelle (1) et sur les conséquences de l'amphimixie au point de vue de l'évolution.

Nous avons été l'un des premiers à signaler cette fusion dans les Thallophytes, à propos du *Chlamydomonas Reinhardi* (30) ; depuis, elle a été vue par de nombreux observateurs, chez les Algues et chez les Champignons. Goroschankin l'a figurée (33) dans le *Chlamydomonas Monadina* St. (*Ch. Braunii* Gorosch.) avec beaucoup de soin ; le noyau femelle est ordinairement plus gros que le noyau mâle ; les deux noyaux se touchent et se compriment mutuellement ; à l'endroit du contact, on observe d'abord une ligne de séparation qui disparaît plus tard. Le noyau sexuel est ellipsoïde ; il s'arrondit par la suite, alors que les deux nucléoles se fusionnent en un seul.

Nous avons montré, dans ce mémoire, que le noyau des Chlamydomonadinées présentait des variations de structure assez grandes à l'état de repos ; nous avons vu, de plus, qu'il renfermait un nombre constant de chromosomes, tout comme le noyau des organismes supérieurs. Ce nombre de chromosomes ne subit aucune réduction, ni dans les sporanges, ni dans les gamétoспорanges ; les deux noyaux en présence, lors de la formation de l'œuf, sont donc à ce point de vue semblables à celui des individus végétatifs ordinaires ; c'est là un premier résultat dont nous discuterons l'importance plus loin.

(1) P.-A. Dangeard : L'influence du mode de nutrition, *loc. cit.*, p. 44-45.

Après la dernière karyokinèse dans le gamétosporange, les chromosomes s'allongent et s'entremêlent pour disparaître bientôt dans le nucléoplasme; un nucléole apparaît et grossit; les noyaux des gamètes passent rapidement à l'état de repos; c'est sous cette forme qu'ils se fusionnent.

Nous avons fait de nombreuses observations sur les jeunes zygotes de *Chlamydomonas Dilli*, sans réussir à observer aucune différence appréciable de grosseur ou de structure entre les deux noyaux copulateurs.

L'union des noyaux se fait dans un sillon cytoplasmique qui persiste, après l'union des gamètes, entre chaque chloroleucite; ceux-ci, en effet, restent distincts, avec leur pyrénolide, et ils renferment des grains d'amidon. Le sillon, ou plutôt la bande cytoplasmique reste superficielle; les noyaux se trouvent placés sous la membrane, quelquefois assez éloignés l'un de l'autre. Ils se rapprochent par une sorte d'attraction sexuelle: nous avons vu, en effet, deux noyaux encore séparés par une petite distance, prendre contact par un prolongement étroit de substance nucléaire. On a bien signalé l'attraction qui s'exerce entre l'œuf et le spermatozoïde et qui se manifeste par la formation du *cône d'attraction*, mais c'est la première fois, croyons-nous, qu'un phénomène semblable est signalé pour les noyaux eux-mêmes.

Les deux noyaux copulateurs fusionnent simplement leur masse; les deux nucléoles ne s'unissent que plus tard; le contour du noyau sexuel est d'abord elliptique ou irrégulier; mais il ne tarde pas à devenir sphérique.

Les doubles colorations au picro-carmin et à l'hématoxyline réussissent très bien pour cette étude; le nucléoplasme se montre ordinairement homogène et se colore en rose, alors que le nucléole devient bleu foncé; toutefois, nous devons ajouter que, parfois, le nucléoplasme était achromatique, avant comme après la fusion: il renfer-

maît alors un certain nombre de granulations chromatiques érythrophiles.

Les œufs de *Chlamydomonas Monadina* St. montrent ces granulations avec la plus grande netteté, soit avant, soit après la fusion des nucléoles ; leur nombre correspondrait assez bien à celui des chromosomes (fig. 13, I) ; nous avons vu ensuite ces granulations devenir moins régulières comme grosseur ; le nucléoplasme achromatique semblait traversé par des filaments très fins qui rayonnaient du nucléole devenu spongieux (fig. 13, J).

Ce n'est pas la première fois que des granulations chromatiques sont signalées à l'intérieur des noyaux sexuels chez les Algues. Oltmanns a décrit leur manière d'être pendant la copulation dans le *Vaucheria clavata* (1) ; le noyau mâle et le noyau femelle deviennent granuleux lorsqu'ils se rapprochent l'un de l'autre au contact ; après la fusion, le noyau sexuel présente de nombreuses petites sphères chromatiques d'égale grosseur ; plus tard, il devient plus petit et plus dense et il paraît également plus finement granuleux.

Klebahn, de son côté, a vu dans la reproduction sexuelle de l'*Edogonium Borcii*, le noyau mâle avec de nombreux granules chromatiques, alors que le noyau femelle était peu granuleux (2).

Malheureusement, ces observations, pas plus que les nôtres, ne permettent d'établir une relation directe entre ces granulations et les chromosomes.

Après l'union des gamètes, l'œuf s'arrondit, se recouvre d'une membrane et son volume augmente. Si nous prenons comme exemple le *Chlamydomonas Dilli*, nous voyons

(1) Oltmanns : *Ueber die Entwick. der Sexualorgane bei Vaucheria* (Flora, 1895, p. 388).

(2) Klebahn : *Studien über Zygolen*, II (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd., XXIV, p. 235).

qu'au bout de quelques jours, la membrane se divise en deux couches d'épaisseur à peu près égale; sur quelques œufs la distinction est facile, car l'endospore qui continue à recouvrir directement le protoplasme se trouve séparée de l'exospore, sur une largeur plus ou moins grande. Dans le *Chlorogonium euchlorum*, la membrane simple du début se trouve bientôt remplacée par une exospore de moyenne épaisseur qui recouvre directement le protoplasme; extérieurement, l'exospore se montre formée par quatre ou cinq couches concentriques: par la suite, on ne distingue plus qu'une endospore assez épaisse et une exospore mince; la première se colore par l'iode en vert jaunâtre; la seconde reste à peu près incolore.

On ne saurait d'ailleurs rien dire de général sur la structure de la membrane de l'œuf dans les Chlamydomonadinées; elle paraît quelquefois simple; plus souvent elle se divise en endospore et exospore; l'exospore est lisse (*Chl. Reinhardi* Dang., *Chl. Dilli* Dang.) ou munie de protubérances (*Chl. Morieri* Dang.); la membrane de l'œuf, dans certaines espèces, est formée de trois enveloppes différentes (*Chl. Perty* Gorosch.) ou de quatre (*Chl. Steinii* Gorosch.).

#### D) Le développement de l'œuf.

Le contenu de l'œuf des Algues subit, pendant qu'il arrive à maturité, des modifications nombreuses, que nous ne connaissons encore qu'imparfaitement.

Chmielewsky a cependant étudié, à ce point de vue, les zygotes des *Spirogyra* (1): d'après ses observations, le

(1) Chmielewsky: *Eine Notiz über das Verhalten der chlorophyllbänder in den Zygoten der Spirogyraarten* (Bot. Zeit. 1890).

ruban chlorophyllien mâle se comporte tout autrement que le chloroleucite femelle : tandis que ce dernier persiste et conserve sa couleur verte, le premier se colore en jaune, s'amincit et se fragmente en segments qui se désorganisent, laissant des résidus bruns insolubles dans la glycérine, l'alcool et l'eau, solubles dans l'acide chromique et l'acide sulfurique ; il est difficile de savoir si le chloroleucite femelle reste vert dans les zygotes âgés de couleur sombre ; toujours est-il qu'au moment de la germination, il possède sa couleur verte et qu'il donne naissance directement aux nouveaux chloroleucites. Lorsque les cellules renferment, comme dans certaines espèces de *Spirogyra*, plusieurs rubans chlorophylliens, les choses se passent de la même façon. Les pyrénoides disparaissent quelque temps après la copulation des deux cellules sexuelles.

Il faut croire que les chloroleucites ne se comportent pas de la même manière dans toutes les Conjuguées, car les résultats obtenus par Klebahn dans l'étude des *Closterium* et des *Cosmarium* sont très différents.

Schmitz avait avancé que les chloroleucites et les pyrénoides persistaient, avec leurs caractères, dans les kystes et dans les oospores (1) ; Klebahn montre qu'il y a lieu de faire des réserves (2). Ainsi, chez les *Closterium*, lors de la conjugaison, le zygote renferme quatre chloroleucites ; chez les *Cosmarium*, on en trouve même huit : or, à maturité, dans les deux genres, l'œuf ne montre plus que deux masses chlorophylliennes distinctes, sans qu'on puisse dire si chacune résulte de la fusion des chloroleucites d'une même cellule ou d'un mélange des deux. Les huit pyrénoides des *Cosmarium* sont également réduits à deux. Le sort des pyrénoides semble d'ailleurs ne

(1) Schmitz : *Die Chromatophoren der Algen*, loc. cit., p. 131.

(2) Klebahn : *Studien über Zygoten*, I (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXII).

pas être le même dans les deux genres : ils disparaissent dans les *Closterium*, et les pyrénoides de germination sont très probablement de nouvelle formation ; les deux pyrénoides du *Cosmarium*, au contraire, se multiplient par division, à la germination de l'œuf : d'autres, il est vrai, naissent à côté d'eux par nouvelle formation.

En présence des résultats disparates et souvent contradictoires obtenus par ces divers auteurs, nous avons été amené à faire une étude approfondie de l'œuf des Chlamydomonadinées : nous avions à notre disposition une première série de matériaux renfermant des zygotes de *Chlorogonium euchlorum* du premier au sixième jour après l'union des gamètes : une seconde série contenait des œufs mûrs âgés de trois ou quatre mois.

Dans la première série de nos échantillons, on pouvait suivre facilement la fusion des noyaux. Elle a lieu superficiellement, au contact même de la membrane (fig. 20, A) : à ce stade, on observe très fréquemment le noyau sexuel ayant encore ses deux petits nucléoles distincts ; pendant que s'opèrent les changements qui vont suivre, les deux nucléoles se rapprochent et se fusionnent ; le noyau sexuel gagne le centre de la cellule.

Nous avons cherché ce que deviennent les pyrénoides ; comme chaque gamète n'apporte qu'un pyrénouide, l'observation se trouve simplifiée. L'emploi de l'iodure ioduré à l'aide duquel on n'aperçoit, le plus souvent, qu'un gros pyrénouide dans le zygote âgé de quelques jours, fait déjà pressentir une fusion des deux pyrénoides primitifs ; la fuchsine acide donne de meilleurs résultats, et permet de suivre les détails de cette fusion (fig. 20, B, C, D, E) ; on voit les deux éléments qui se rapprochent au contact et s'unissent.

C'est la première fois, il nous semble, que l'on constate une fusion de deux pyrénoides pendant la copulation ; on ne saurait, toutefois, attribuer à cette union une grande

importance dans la sexualité ; le phénomène est loin d'être général, ce qui prouve bien qu'il n'est nullement nécessaire.

En effet, à côté de zygotes n'ayant plus qu'un pyrénofide, on en rencontre fréquemment d'autres chez lesquels les

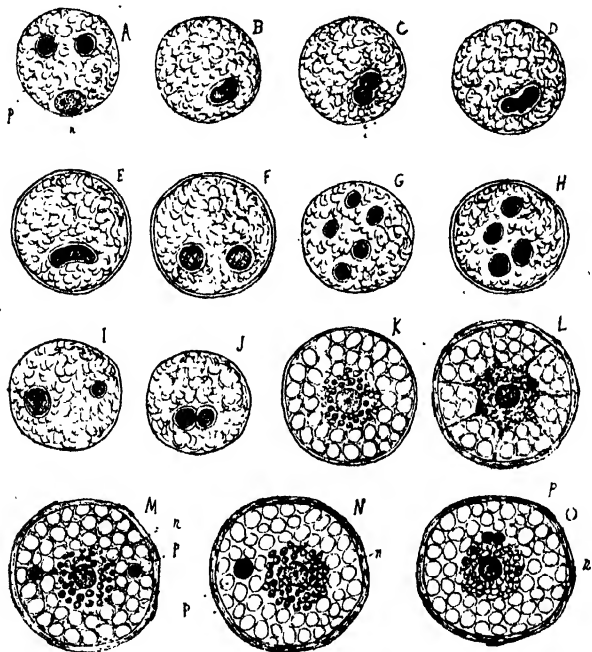


Fig. 20. Structure de l'œuf du *Chlorogonium euchlorum* à partir de la fusion du noyau jusqu'à la maturité. (Gross. 900.)

deux pyrénofides restent distincts (fig. 20, F) ; quelquefois, ils sont de taille inégale (fig. 20, I).

Il est plus étonnant de rencontrer des œufs avec quatre ou cinq pyrénofides (fig. 20, G, H) ; à la vérité, ces exemples sont rares, mais nous ne pouvons à leur sujet faire que des conjectures. Nous savons bien qu'accidentellement, trois gamètes peuvent prendre part à la formation de l'œuf, ainsi que nous avons pu le constater dans plusieurs

espèces ; mais il est invraisemblable que le nombre de ces gamètes puisse s'élever à cinq : il est donc plus probable que les deux cellules sexuelles conservent plusieurs pyrénoides comme les zoospores ordinaires.

Que les deux pyrénoides se fusionnent ou qu'ils restent distincts, quel est leur sort ultérieur dans les zygotes âgés ? Nos matériaux de la seconde série n'ont pas fourni de résultats concordants. La fuchsine acide, qui semble être le réactif le plus sensible dans cette recherche, ne laisse apercevoir le plus souvent aucune trace de ces corps ; d'autres fois, on distingue nettement soit un seul pyrénouide placé non loin de la membrane, dans le protoplasma orangé, soit deux ; les pyrénoides, dans ce dernier cas, sont situés sur un même diamètre, de chaque côté du noyau (fig. 20, M) ; rarement, ils sont accolés (fig. 20, O).

En résumé, les deux pyrénoides, dans le *Chlorogonium euchlorum*, restent *distincts* ou se *fusionnent* à l'intérieur de l'œuf jeune ; dans les zygotes âgés, ils *persistent* ou *disparaissent*.

Restait à savoir ce que devenaient les deux chloroleucites : ces éléments possèdent, ainsi que nous l'avons vu, une individualité marquée dans tout le développement : nos observations démontrent qu'elle persiste dans l'œuf. Les deux chloroleucites ne tardent pas à se *fusionner* : il en résulte un chloroleucite unique ayant la forme d'une sphère creuse et placé directement sous la membrane. La cavité de cette sphère est remplie par le cytoplasme qui renferme en son centre le noyau.

Le noyau n'a pas augmenté de diamètre : on peut même se demander sous quelle forme il peut bien contenir la vingtaine de chromosomes qu'il renferme ; l'intervalle qui s'étend entre le nucléole et la membrane est très chromatique ; dans nos préparations, il ne montrait aucune différenciation.



Ce noyau est entouré par du cytoplasme qui forme une couche assez épaisse autour de lui; des trabécules en partent quelquefois et s'étendent, en rayonnant, au travers du chromatophore jusqu'à la membrane (fig. 20, L); il est chromatophile et d'aspect oléagineux. Le plus souvent, il contient de nombreux globules qui se colorent par l'hématoxyline et la fuchsine acide (fig. 20, K, M, N, O); ils ressemblent à ceux que nous avons signalés plus particulièrement dans les sporanges de *Chlamydomonas Monadina* St.

Le chromatophore renferme les grains d'amidon; ceux-ci sont gros et globuleux; ils sont contenus dans autant d'alvéoles: c'est la trame homogène de ces alvéoles qui est imprégnée par le pigment jaune ou rougeâtre; c'est également dans ce réseau alvéolaire que sont placés les pyrénoides lorsqu'ils persistent.

En résumé, malgré les apparences, le chromatophore, dans l'œuf, reste distinct du cytoplasme; seul, il contient l'amidon; seul, il est imprégné par le pigment jaune ou rougeâtre qui a succédé à la chlorophylle. Ce chromatophore provient de la fusion des deux chloroleucites apportés par les gamètes.

Nous n'avons pas malheureusement de données aussi précises à fournir sur le mode de germination de l'œuf; à l'heure actuelle, nos cultures du *Chlorogonium euchlorum*, qui datent de plusieurs mois, ne montrent encore aucun changement.

L'intérêt n'existe qu'au point de vue de la réduction chromatique; puisque le nombre des chromosomes se maintient constant au cours des diverses générations asexuelles et sexuelles, il est à peu près certain que cette réduction se produit à la germination; encore faudrait-il la constater effectivement.

Quelques germinations de *Chlamydomonas Dilli* se sont produites, il est vrai, dans nos cultures; mais elles

étaient trop rares pour nous permettre une étude aussi délicate et qui exige des matériaux abondants.

Dans cette espèce, quelques oospores, au lieu de passer à l'état de repos, ont conservé leur couleur verte, et la germination a commencé au bout d'une quinzaine de jours ; il se produit une première division suivie d'une seconde : il en résulte quatre individus qui sont mis en liberté par rupture de la membrane ; dans d'autres œufs, on observe une troisième bipartition donnant naissance à huit cellules-filles. Ces cellules ne sont point passées immédiatement à l'état de zoospores.

Le mode de germination de l'œuf dans les Chlamydomonadinées a été plus particulièrement étudié par Goroschankin (34) et par nous (29, 32) : le contenu de l'oospore se divise, le plus souvent, en quatre, quelquefois en huit ; ces cellules-filles passent immédiatement à l'état d'activité sous forme de zoospores ordinaires, ou bien elles restent immobiles et peuvent être le point de départ de colonies palmelloïdes.

#### THÉORIE DE LA SEXUALITÉ.

Dans un mémoire précédent, nous avons essayé d'établir l'origine de la sexualité et nous sommes arrivé à cette conclusion que la *reproduction sexuelle n'est qu'une modification de l'autophagie primitive* (1).

Pour faire accepter un résultat de cette importance, il ne suffit pas d'apporter une série de déductions ou d'hypothèses ; il faut que les observations viennent à l'appui de la théorie ; or, nos prévisions se trouvent vérifiées par l'expérience et, d'autre part, l'interprétation que nous proposons, fournit l'explication naturelle des phénomènes reproducteurs jusque dans leurs nombreuses anomalies.

(1) P.-A. Dangeard : *L'influence du mode de nutrition dans l'évolution de la plante* (Le Botaniste, 6<sup>e</sup> série, mars 1898, p. 52).

A) *Préliminaires.*

La théorie suppose, tout au moins à l'origine de la différenciation sexuelle, *des éléments copulateurs semblables aux individus ordinaires de l'espèce considérée pour la forme et la structure générale* ; ils n'en doivent différer que par une *affinité sexuelle* de même ordre que la *faim* et due comme elle à un *affaiblissement* de l'organisme.

Jusqu'ici, rien ne pouvait nous permettre d'affirmer que cette proposition fondamentale fût exacte ; les faits semblaient plutôt nous donner tort.

Chez les animaux, nous voyons la réduction chromatique précéder la formation des gamètes ; chez les Bryophytes, les Ptéridophytes et les Phanérogames, le noyau des spores qui donne naissance aux gamétophytes, a subi également la réduction chromatique.

Il n'est donc pas étonnant que l'on fit entrer dans la définition de la fécondation *la fusion de deux demi-noyaux*.

De plus, tout naturellement, on était amené à voir dans le phénomène de la réduction chromatique *la raison d'être de la sexualité* (1) ; le but de celle-ci aurait consisté à rétablir dans le noyau *le nombre normal de chromosomes* un instant *diminué de moitié* par la réduction chromatique.

C'était reculer la difficulté sans la résoudre, car il fallait ensuite se demander l'origine et la cause de cette réduction.

A cette première hypothèse, nous en avons opposé une autre qui s'est changée pour nous en certitude : *dans la fécondation, il s'agit de la fusion de noyaux ordinaires* ; le noyau sexuel est un noyau double ; dès lors, on ne peut voir

(1) Ed. Perrier : *remarques au sujet de la communication de M. Le Dantec* (Comptes rendus, Acad. Sc., 17 janvier 1898).

dans la réduction chromatique la raison d'être de la sexualité; cette réduction n'en est au contraire qu'une conséquence nécessaire, puisque, sans elle, le nombre  $n$  des chromosomes doublerait à chaque génération sexuelle. La réduction chromatique peut avoir lieu dès la germination de l'œuf; le nouvel organisme possède donc des noyaux avec le nombre primitif  $n$  de chromosomes: cette disposition n'existe que pour les organismes inférieurs; partout ailleurs, il s'est produit un retard: le développement de l'embryon s'est effectué avec un noyau double.

Si l'animal provenant de l'œuf renferme en effet  $2n$  chromosomes dans ses cellules, c'est que la réduction, au lieu de se faire à la germination pour le noyau sexuel double, a été retardée de telle sorte que c'est ce noyau qui préside à toutes les divisions de l'embryon et de l'adulte; ce n'est qu'en vue de la reproduction sexuelle que le noyau revient à  $n$  chromosomes.

De même chez les végétaux, avec cette différence qu'il existe deux générations qui alternent régulièrement: dans la première, représentée par les gamétophytes, le noyau conserve le nombre normal  $n$  de chromosomes; dans la seconde, représentée par le sporogone des Muscinées et le sporophyte des Cryptogames vasculaires et des Phanérogames, le noyau conserve le nombre  $2n$  de chromosomes provenant de la fécondation.

Nous avons réussi à établir la signification et l'importance de ce retard dans la réduction chromatique, au point de vue de l'évolution des animaux et des végétaux.

La théorie de l'autophagie sexuelle exigeait qu'à la première apparition de la sexualité chez les êtres vivants, le noyau des gamètes renfermât autant de chromosomes que celui des individus ordinaires: elle demandait en outre que les gamètes fussent semblables dans leur structure générale aux zoospores asexuées.

Pour vérifier s'il en était bien ainsi, nous nous sommes adressé à la famille des Chlamydomonadinées chez laquelle la reproduction sexuelle en est à ses débuts; l'observation directe nous a donné raison.

Dans cette famille, les gamètes sont semblables aux zoospores asexuées et ils se forment de la même façon : le cytoplasme, le chloroleucite et le noyau ont entre eux les mêmes relations : la structure de ces éléments est identique pour la zoospore et le gamète.

De plus, le nombre des chromosomes se maintient constant au cours des diverses générations asexuées et sexuées : dans le genre *Chlorogonium*, le noyau des gamètes renferme une dizaine de chromosomes comme celui des zoospores ordinaires.

On peut donc affirmer que dans la reproduction sexuelle, les noyaux qui copulent sont des noyaux ordinaires à  $n$  chromosomes et que le noyau sexuel est un noyau double à  $2n$  chromosomes; toutes les conséquences déduites antérieurement de cette conception se trouvent ainsi solidement établies.

Il en est d'autres non moins importantes qu'il nous reste à examiner.

### B) Parthénogénèse.

Du fait que les gamètes sont des zoospores ordinaires affamées, on peut prévoir que si, d'une façon ou de l'autre, ces gamètes trouvent l'aliment voulu, la copulation deviendra inutile : ils se développeront asexuellement. C'est là toute l'explication de la parthénogénèse qui n'a pas été comprise jusqu'ici, ainsi qu'en témoignent les questions que posait encore tout récemment à son sujet Yves Delage. « D'où vient-elle ? Comment s'est-elle établie à côté de l'Amphimixie ? Dérive-t-elle de celle-ci ou lui est-elle antérieure ? Enfin et surtout qu'y a-t-il dans certains œufs

qui leur permette de se développer sans fécondation, tandis que d'autres ne le peuvent pas (1). »

La réponse aux trois premières questions est contenue dans notre définition de la sexualité; la dernière exige certains développements que nous donnerons plus loin; occupons-nous d'abord de la parthénogénèse en général.

Il y a deux cas principaux : a) *La réduction chromatique a eu lieu à la germination de l'œuf*; b) *La réduction chromatique a subi un retard plus ou moins considérable*.

a) *Lorsque la réduction chromatique se produit à la germination, tout le développement de l'être se fait avec  $n$  chromosomes, comme chez les Chlamydomonas : c'est la parthénogénèse dans son expression la plus simple; elle représente la continuation de la reproduction asexuelle que l'absence d'aliment aurait fait dévier en autophagie sexuelle.*

La parthénogénèse est alors très fréquente : on peut la provoquer expérimentalement, non seulement chez les Chlamydomonadinées, mais aussi chez les Conjuguées, chez l'*Ulothrix*, le *Protosiphon*, etc.

La démonstration du fait que le développement entier peut se produire avec  $n$  chromosomes, n'a été donnée jusqu'ici que par nous et pour une seule espèce, le *Chlorogonium euchlorum*; mais nous n'hésitons pas à croire que toutes les algues primitives à parthénogénèse pour ainsi dire naturelle, se comportent comme les *Chlorogonium*.

Certaines raisons de grande valeur peuvent d'ailleurs être invoquées en faveur de cette opinion.

La réduction du nombre des chromosomes est d'ordinaire accompagnée de deux bipartitions successives du noyau double, comme dans la formation des spores chez les Ptéridophytes, des grains de pollen chez les Phanérogames; on sait qu'il en est de même, lors de la formation des spermatozoïdes ou de l'œuf chez les animaux.

(1) Y. Delage : *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité*, Paris, 1895, p. 451.

Or, chez les *Ulothrix*, le contenu de l'œuf subit deux bipartitions successives et fournit quatre embryons : Klebahn a montré, d'autre part, que, dans les *Closterium* et les *Cosmarium* (1), le noyau sexuel se divise deux fois de suite; il n'existe cependant que deux embryons qui se trouvent ainsi posséder chacun deux noyaux : l'un de ces noyaux reste atrophié; il sert seulement à rappeler qu'autrefois l'œuf des Desmidiées germait en donnant quatre nouveaux individus. L'œuf de l'*Hydrodictyon reticulatum* fournit également quatre embryons à la germination.

Ces indications dont nous parlons n'existent pas toujours cependant; ainsi, la parthénogénèse s'obtient facilement dans les *Protosiphon* (2), et cependant rien n'indique l'existence d'une réduction chromatique à la germination des zygotes dans cette espèce; le contenu de l'œuf se développe directement en un nouveau thalle.

Le classement des espèces dans cette première catégorie ne saurait donc être que provisoire.

Nous avons dit que la parthénogénèse est la continuation de la reproduction asexuelle que l'absence d'aliment aurait fait dévier en autophagie sexuelle.

Les belles expériences de G. Klebs viennent à l'appui de cette manière de voir et s'expliquent ainsi naturellement.

Klebs a remarqué qu'en portant les gamétoporanges du *Chlamydomonas media* dans une solution nutritive, on empêche la copulation des gamètes qui passent à l'état de repos; plus tard, les cellules ainsi formées se multiplient d'une façon purement végétative (3).

Les observations que nous venons d'exposer sur la

(1) Klebahn : *Studien über Zygoten*, I (Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. XXII, p. 415).

(2) G. Klebs : *Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen*, Iéna, 1896, p. 169.

(3) G. Klebs : *Loc. cit.*, p. 437.

structure des gamètes nous fournissent l'explication de cette expérience : la parthénogénèse se produit naturellement parce qu'on a fourni aux gamètes affamés l'aliment qui leur faisait défaut.

On arrive aux mêmes résultats avec les gamètes d'*Ulothrix* : placés dans une solution nutritive, ils forment des parthénospores qui ressemblent aux zygospores ; à la germination, les premières donnent deux embryons, alors que les secondes en fournissent quatre (1).

L'action d'une température élevée peut remplacer l'aliment ; ainsi les gamètes d'une Siphonée, le *Protosiphon*, se développent parthénogénétiquement à 25 ou 27° C. (2) ; il est probable que certains principes deviennent alors actifs qui ne l'étaient pas auparavant.

Cette action de la température est même plus durable que celle d'une solution nutritive ; en effet, des gamètes ayant perdu l'affinité sexuelle dans une solution nutritive, la recouvrent si on les replace dans l'eau ; un abaissement de température est sans effet sur les gamètes devenus stériles, à 25 ou 27° C.

Le *Spirogyra varians* étant placé dans une solution nutritive, les gamètes mâles et les gamètes femelles se développent en parthénospores qui ne présentent entre elles aucune différence sensible. Dans cette même espèce, les gamètes dont la copulation a été empêchée, peuvent même continuer à se diviser, sans passer à l'état de repos. Les filaments copulateurs sont disposés dans une gelée d'Agar-Agar qui empêche leur déplacement ; la copulation ne s'effectue alors qu'entre cellules rapprochées ; les gamètes isolés restent stériles. Si on fait intervenir ensuite une solution nutritive, diluée, ces gamètes reprennent leur croissance végétative (3).

(1) G. Klebs : *Loc. cit.*, p. 321-322.

(2) G. Klebs : *Loc. cit.*, p. 218.

(3) G. Klebs : *Loc. cit.*, p. 246.



La parthénogénèse ne s'est appliquée tout d'abord qu'à des gamètes isogames; il n'y avait donc pas à faire de distinction entre chaque gamète dans leur développement asexuel.

L'hétérogamie est survenue; elle a été d'abord si peu accentuée qu'elle n'a produit aucun trouble dans la parthénogénèse; nous voyons, chez les *Spirogyra*, le gamète mâle se développer au même titre que le gamète femelle, sans qu'il y ait lieu d'établir aucune différence appréciable.

Il n'en a plus été de même lorsque l'hétérogamie s'est accentuée au cours de l'évolution, en vue de répondre à certaines exigences de l'organisation vitale et du milieu.

L'un des gamètes est resté mobile; il s'est allongé en bâtonnet ou en cordon spiralé muni d'un ou de plusieurs flagellums; c'est l'anthérozoïde des végétaux, le spermatozoïde des animaux. L'autre gamète a perdu la propriété de se mouvoir; il conserve la forme sphérique des organismes primitifs: c'est l'oosphère abusivement désignée en zoologie du nom d'œuf.

Cette transformation de l'isogamie en hétérogamie n'a aucune importance au point de vue général de la sexualité: elle commence déjà chez les Chlamydomonadinées; chez les Volvocinées, famille si voisine de la précédente, l'isogamie existe chez les *Pandorina*, alors que les *Volvox* possèdent une hétérogamie très accentuée; nous avons même signalé, il y a quelques années, dans l'*Eudorina elegans* qui possède normalement des anthérozoïdes jaunes et allongés, une tentative de retour à l'isogamie (1).

On peut dire que les gamètes, quel que soit leur sexe, continuent toujours à représenter une cellule primitive au même titre que dans les *Chlamydomonas* ou les *Chlorogonium*.

(1) P.-A. Dangeard: Note sur la formation des anthérozoïdes dans l'*Eudorina elegans* (Bullet. de la Société Linnéenne de Normandie, 1887-1888, p. 124).

Comme conséquence, la parthénogénèse doit pouvoir porter sur l'anthérozoïde ou le spermatozoïde, et non exclusivement sur l'oosphère.

Il est dès maintenant possible d'avancer que le mode primitif de parthénogénèse n'est pas incompatible avec l'hétérogamie accentuée. Debski a constaté que chez les *Chara*, le noyau des anthérozoïdes contenait vingt-quatre chromosomes environ comme les noyaux des cellules végétatives (1); le noyau des oosphères en renferme évidemment le même nombre. Il est donc infiniment probable que le développement tout entier s'effectue avec  $n$  chromosomes; si la réduction n'a pas lieu immédiatement à la germination de l'œuf, elle se produit au plus tard dans le stade embryonnaire, ce qui est sans importance. On comprend dès lors que la parthénogénèse ait pu s'établir d'une manière régulière dans une espèce, le *Chara nitida*, dont l'oosphère se développe sans fécondation en Allemagne et en Scandinavie. L'espèce est dioïque; en l'absence de la plante mâle, les oosphères se transforment en parthénospores qui germent à la façon des œufs, absolument comme chez les *Chlamydomonas*, les *Spirogyra*, etc.; ici, c'est la nature qui s'est chargée de l'expérience.

Chez les Champignons supérieurs, la réduction chromatique se fait à la germination de l'œuf (2); mais les deux gamètes sont intimement unis, et on n'a pas songé jusqu'ici à les séparer pour observer leur parthénogénèse; la théorie indique qu'elle doit pouvoir s'obtenir facilement. On peut prévoir que la réduction chromatique a lieu également à la germination dans les Siphomycètes, en particulier chez les Saprolégniées et les

(1) Debski : Beobacht. über Kerntheilung bei *Chara fragilis* (Jahrb. f. wissenschaft. Botanik, Bd. XXX, 1897, p. 227. — Id., Bd. XXXII, 1898).

(2) Sappin-Trouffy : Recherches histologiques sur les Urédinées (Le Botaniciste, 5<sup>e</sup> série, décembre 96).

Mucorinées; la fréquence de la parthénogénèse devient alors un phénomène des plus explicables (1).

Il n'a été question, dans cet exposé, que des végétaux; on ne connaît jusqu'ici aucun animal chez lequel la réduction chromatique ait lieu à la germination de l'œuf.

b) Lorsqu'il se produit un retard dans la réduction chromatique, les conditions de la parthénogénèse se trouvent profondément modifiées.

Examinons séparément, à ce point de vue, les végétaux et les animaux.

1° Dans les Mousses, le noyau conserve ses  $2n$  chromosomes dans tout le sporogone, jusqu'à la formation des spores; celles-ci n'ont plus que  $n$  chromosomes dans leur noyau, et il en sera ainsi dans les gamétophytes provenant de ces spores.

Dans les Ptéridophytes et les Phanérogames, le retard dans la réduction est encore plus considérable: les gamétophytes, le plus souvent rudimentaires, ont toujours  $n$  chromosomes: les œufs qui en proviennent, donnent naissance au sporophyte qui a pris une si grande importance que nous le considérons généralement comme la plante tout entière; il a évolué avec des noyaux à  $2n$  chromosomes.

On comprend dès lors que la parthénogénèse soit théoriquement à peu près impossible; on ne peut admettre *a priori* qu'un gamète à  $n$  chromosomes puisse donner autre chose qu'un gamétophyte; en tout cas, il semble difficile qu'il puisse fournir un sporophyte normal.

Aussi bien, ne connaît-on pas de parthénogénèse ordinaire dans tout l'ensemble des Bryophytes et des plantes vasculaires (2).

(1) P.-A. Dangeard: *Considérations sur les phénomènes de reproduction chez les Phycomycètes* (Le Botaniste, 4<sup>e</sup> série, 1896, p. 249).

(2) Une note récente de R. Shaw: *Parthenogenesis in Marsilia* (Bot. Gaz., août 1897), laisse supposer l'existence de la parthénogénèse dans ce genre; elle se rencontrerait aussi dans *Antennaria alpina*, d'après O. Juel (Bot. Centralb. 74, 1898).

Toutefois, on observe chez ces plantes un phénomène bien particulier, qui a certaines analogies avec la parthénogénèse ; ce mode de reproduction a réussi à tourner la difficulté qui avait barré la route à la parthénogénèse ordinaire ; le moyen employé n'est pas encore connu.

Toujours est-il que les cellules d'un sporogone de *Muscinée* peuvent donner naissance à un gamétophyte, ce qui semble nécessiter une réduction chromatique. D'un autre côté, les cellules des gamétophytes peuvent, chez certaines Fougères comme le *Pteris cretica*, se développer directement en sporophyte, ce qui semble exiger un doublement préalable des chromosomes.

2° Dans tous les Métazoaires, le retard dans la réduction chromatique a été plus complet que chez les plantes ; on ne trouve rien de comparable aux gamétophytes ; le cycle vital s'effectue avec un noyau à  $2n$  chromosomes ; celui-ci ne revient à sa structure primitive, ancestrale, qu'au moment de la formation des gamètes.

L'évolution a porté probablement, dès l'origine des Métazoaires, sur des organismes ayant  $2n$  chromosomes. Que peut faire, dans la parthénogénèse ordinaire, un noyau à  $n$  chromosomes ? Quel souvenir ancestral peut-il nous rappeler ? C'est ce que nous ignorons encore actuellement.

Constatons tout d'abord que la parthénogénèse, placée en présence des mêmes difficultés, chez les végétaux et chez les animaux, a réussi à se maintenir chez ces derniers.

Il paraîtrait même que l'animal, pour arriver à ce résultat, ne s'est pas contenté d'un seul moyen : on en connaît deux et peut-être en existe-t-il d'autres.

Le plus simple, celui qui vient naturellement à l'esprit, consiste pour l'œuf à conserver la structure du noyau végétatif. Weismann a montré que certains œufs parthénogénétiques ont un seul globule polaire, au lieu de deux, et

n'ont pas subi par conséquent de division réductrice (1).

Le second moyen est plus curieux. Brauer a étudié *Artemia salina*, petit Crustacé qui se reproduit naturellement sans fécondation (2); il a vu que le second globule polaire se forme et s'éloigne du noyau femelle : mais au lieu de sortir du cytoplasme, il revient vers le noyau femelle et se refusionne avec lui.

Nous ne pouvons prendre part à la discussion soulevée à propos de ces résultats : on leur conteste un caractère général. Ainsi Platner, Blochmann, Henking, Emery admettent que dans certains œufs parthénogénétiques qui se développent régulièrement, le deuxième globule se forme pour être ensuite éliminé (3).

Dans l'hétérogamie, on n'envisage ordinairement que la parthénogénèse du gamète femelle : le gamète mâle a été négligé.

On pourrait cependant rapporter à des cas de parthénogénèse du spermatozoïde certains faits de polyspermie. On sait par exemple que, chez les Sélaciens, plusieurs spermatozoïdes entrent dans l'œuf : un seul mélange son noyau au noyau femelle ; les autres se multiplient dans le vitellus donnant les mérocytes. La même chose se produit chez les Reptiles et peut-être aussi chez les Oiseaux. Les mérocytes ne prennent aucune part à la formation de l'embryon (4).

Il suffit, pour s'expliquer cette propriété des spermatozoïdes, d'avoir compris la signification de la parthénogénèse et de l'avoir suivie à ses débuts.

*Si ces gamètes mâles ne donnent pas d'embryons, c'est ou*

(1) Weismann : *Ueber die Zahl der Richtungs Körper*. Léna, 1887.

(2) Brauer : *Zur kenntniss der Reifung der parthenog. sich entwick. Eies von Artemia Salina* (Archiv. f. mikr. Anat. Bd. XIII, p. 162-222, 1893).

(3) Consulter Delage : *Loc. cit.*, p. 150-151.

(4) Consulter Delage : *Loc. cit.*, p. 144-145.

*bien qu'ils n'ont aucun souvenir ancestral précis ou bien que les tendances qu'ils pourraient manifester se trouvent annulées par l'influence trop voisine de l'œuf.*

Weismann croyait trouver l'explication de la parthénogénèse dans l'absence du second globule polaire. Or, ce mode de reproduction a, chez les *Chlamydomonas* et les autres algues inférieures, une signification fort nette : il dépend des conditions d'alimentation. En principe, chaque gamète est une spore capable de reproduire seule l'organisme considéré ; c'est par suite d'un état d'affaiblissement que la fécondation est devenue nécessaire ; il n'y a donc pas lieu de s'étonner que des causes très variées, du moins en apparence, puissent restituer aux gamètes leur propriété primitive de se diviser. La force peut être rendue à un organisme fatigué de beaucoup de façons différentes, dont la plus efficace est une nourriture abondante et appropriée ; mais un grand nombre d'excitants de nature physique ou chimique produisent momentanément le même effet ; il en est de même pour les gamètes ; l'énergie peut leur venir de sources très différentes.

En résumé, chaque gamète porte en lui-même, par son origine et par sa nature, le principe d'un développement parthénogénétique ; si cette parthénogénèse n'est pas plus fréquente, c'est à cause du retard dans la réduction chromatique qui a modifié si profondément les conditions de l'organisme végétal ou animal.

### C) Autophagie sexuelle.

L'étude de la parthénogénèse va nous permettre de mieux comprendre l'autophagie sexuelle ; en effet, nous sommes en présence, dans ces deux modes de reproduction, de gamètes affamés ; chacun d'eux ne possède plus assez d'énergie propre pour continuer son développement.

Dans la parthénogénèse, cette énergie vient de facteurs

externes dont le plus actif est une nourriture appropriée.

Dans la reproduction sexuelle, l'énergie est fournie par l'union des deux gamètes en une seule cellule ; elles se fusionnent intimement, ou, si l'on veut employer une expression aussi exacte, *elles se mangent réciproquement*.

Si cet acte n'avait d'autre résultat que de permettre la simple continuation du développement, nous serions en droit de dire que cette autophagie a la même signification que la parthénogénèse ; l'énergie aurait pu, tout aussi bien, être fournie par un facteur externe, étranger à l'organisme.

C'est ce qui nous porte à penser que *l'apport d'énergie ne constitue qu'un phénomène secondaire dans l'autophagie ; ce n'est pas lui qui imprime au phénomène son caractère sexuel, puisqu'il se remarque tout aussi bien dans la parthénogénèse*.

Dans une cellule, il existe pour la métamorphose régressive et pour la métamorphose progressive une incessante circulation d'énergie (1). La destruction de la molécule albuminoïde du protoplasma, par une suite d'hydratations successives et régulières, transforme de l'énergie potentielle en force vive : les oxydations des hydrates de carbone et des corps gras qui ont pour terme final la production d'acide carbonique et d'eau, constituent une source d'énergie considérable. Cette énergie, ainsi rendue libre, est utilisée par les phénomènes de synthèse et les déshydratations qui, dans l'assimilation, entraînent la reconstitution d'une nouvelle molécule albuminoïde destinée à remplacer celle qui a disparu.

Mais, dans la vie d'une cellule, il y a d'autres dépenses d'énergie : rayonnement de chaleur dans le milieu extérieur, travail résultant du mouvement de la cellule ou tout au moins des déplacements qui s'effectuent à l'intérieur du

(1) A. Gauthier: *Cours de chimie*, t. III. Paris, 1892, p. 749-812.

protoplasme ; enfin et surtout, augmentation de la quantité de substance vivante, ce qui permet à la cellule de croître et de se multiplier : l'aliment est devenu nécessaire.

L'aliment comprend deux choses distinctes : 1° les éléments du protoplasma, sous forme d'acide carbonique, d'eau, d'azotates, etc. ; 2° l'énergie qui permet la synthèse de ces éléments.

La cellule verte des plantes emprunte, grâce à la chlorophylle, l'énergie aux rayons lumineux ; elle trouve l'acide carbonique dans l'air ; sa nutrition superficielle lui fournit les autres éléments nécessaires à la formation du protoplasme végétal.

La cellule des animaux prend son aliment complet dans ce protoplasme végétal, qui renferme l'énergie des rayons lumineux emmagasinée par des réactions exothermiques.

On comprend dès lors qu'une cellule puisse avoir *faim* de plusieurs façons différentes : elle a l'énergie nécessaire, mais les éléments d'assimilation font défaut ; ou bien ces éléments existent, mais l'énergie manque ; enfin elle ne possède à sa disposition ni énergie suffisante, ni substances nutritives.

Il est à remarquer, d'autre part, qu'une cellule peut posséder l'énergie sous une forme incompatible avec l'accomplissement d'une action vitale déterminée ; elle n'est pas forcément capable d'opérer par elle-même l'équivalence entre l'énergie chimique, l'énergie calorifique, l'énergie électrique, l'énergie mécanique, etc., mais il n'en est pas moins vrai que cette équivalence existe assez fréquemment.

En principe, les gamètes sont des cellules affamées : nous pouvons alors comprendre ce qui se passe dans l'apport d'énergie aux gamètes, soit pour la parthénogénèse, soit pour la reproduction sexuelle.

Dans l'isogamie, les gamètes continuent à se développer asexuellement ; ils reçoivent de l'énergie, soit par la nour-



riture, soit par une augmentation de température ; c'est la parthénogénèse qui pourra sans doute être provoquée par d'autres formes de l'énergie. Dans la reproduction sexuelle, les deux gamètes se fusionnent intimement : tout se passe comme si l'un des gamètes servait de nourriture à l'autre : une certaine quantité d'énergie se trouve disponible et permet le développement ultérieur de la cellule ; il se produit quelque chose de comparable sans doute à l'union de deux molécules, union qui met en liberté une certaine quantité de l'énergie potentielle renfermée par chaque conjoint.

Dans l'hétérogamie, il y a une distinction à faire ; les gamètes n'ont plus faim de la même manière : au gamète femelle, il ne manque parfois que l'énergie, alors que le gamète mâle est dépourvu des substances nécessaires à l'assimilation.

On pourra donc encore obtenir parfois la parthénogénèse du gamète femelle en lui fournissant exclusivement de l'énergie sous forme d'élévation de température, d'aliment, de frottement, etc. ; mais la parthénogénèse du gamète mâle exigera des conditions spéciales, difficilement réalisables, exigeant plus particulièrement la présence de protoplasma vivant.

L'apport d'énergie n'a en lui-même rien qui puisse servir à caractériser la sexualité : au fond, il est assez indifférent qu'il provienne de la lumière, de la chaleur, de l'électricité, d'un aliment quelconque ou du protoplasma d'un gamète mâle.

Lorsque Boveri réussit (1), par exemple, à provoquer la division du gamète femelle d'un Oursin, au moyen du spermocentre de l'élément mâle, sans intervention du noyau, on peut très bien admettre qu'il ne s'agit que d'une

(1) Boveri : *Ueber partielle Befruchtung* (Sitz. Ber. Morph. phys. Ges., München, Bd. IV, 1882).

sorte de parthénogénèse. Le développement se continue jusqu'à la blastula, mais les larves ainsi obtenues ne peuvent être élevées ; on ne saurait donc rien dire sur la possibilité d'obtenir des organismes à  $n$  chromosomes semblables à ceux qui en ont un nombre double.

Lorsque Delage (1), après Hertwig et Boveri, réussit à provoquer la division du gamète femelle dépourvu de noyau, au moyen d'un spermatozoïde, on peut également parler d'une sorte de parthénogénèse. Le gamète mâle étant une cellule complète, alors que le gamète femelle n'est représenté que par du cytoplasme, on est même conduit à voir, dans ces expériences, une parthénogénèse du gamète mâle rendue possible par le cytoplasme de l'œuf servant d'aliment.

Ce sont les frères Hertwig qui ont les premiers réussi, par le procédé du secouage, à obtenir des fragments d'œufs anucléés (2) : ces derniers, mis en présence de sperme, se laissèrent pénétrer par un ou plusieurs spermatozoïdes qui formèrent des fuseaux ; mais le développement en embryon ne se produisit pas. Boveri ayant soumis des œufs à un traitement analogue, opéra ensuite la fécondation croisée ; parmi les larves qui en résultèrent, un certain nombre avaient des caractères exclusivement paternels (3) : on pouvait croire qu'ils provenaient des fragments anucléés. Cette conclusion a été attaquée par Werworn, Morgan et Seeliger.

Delage divise des œufs d'Oursin, à la main sous le microscope, en sorte qu'il ne peut exister le moindre doute

(1) Y. Delage : *Embryon sans noyau maternel* (Comptes rendus, Acad. sc., t. CXXVII, 1898).

(2) O. et R. Hertwig : *Ueber den Befrucht. und Theilungsvorg. des thier. Eies unter dem Einfl. äusserer Agentien* (Jen. Zeitschr. f. naturw. 1887).

(3) Boveri : *Ein geschl. erzeugter Organismus ohne mütterlich. Eigensch.* (Gesell. f. Morph. u. Phys. zu München, 1889).

que les deux fragments obtenus soient bien les deux moitiés d'un même œuf. Dans l'une des moitiés, on peut constater *de visu* la présence du noyau et par suite du centrosome toujours accolé au premier, tandis que l'autre moitié était formée simplement de cytoplasme ovulaire; après avoir placé à côté des deux fragments un second œuf entier, destiné à servir de témoin, Delage opère la fécondation avec du sperme de la même espèce.

« La suite du phénomène est quelque peu variable, selon la réussite de l'expérience, mais, dans les cas typiques, on observe ce qui suit : l'attraction sexuelle se manifeste également énergiquement pour les trois objets. Tous les trois sont fécondés. Peu après, la segmentation s'effectue, elle débute dans l'œuf entier et se poursuit plus activement chez lui; elle se montre ensuite dans le fragment nucléé où elle marche un peu moins vite; le fragment non nucléé se segmente le dernier et plus lentement encore. Mais ces différences ne sont pas très grandes, surtout entre les deux fragments; quand, par exemple, le fragment non nucléé sera au stade 2, le fragment nucléé sera au stade 4 et l'œuf au stade 8 ou 16. Dans la goutte d'eau où j'étais obligé de conserver mes objets pour ne pas les perdre, le développement ne pouvait se poursuivre longtemps. Dans un cas, cependant, il s'est continué pendant trois jours, au bout desquels l'œuf formait une gastrula typique sans squelette; le fragment nucléé ne différait du précédent que par la taille; le fragment non nucléé formait aussi une gastrula, mais où, faute de place sans doute, en raison de la taille un peu moindre, les cavités entériques et blastocœliennes étaient très réduites, presque virtuelles. Il est à remarquer qu'une membrane vitelline complète entourait tous les blastomères, même dans les embryons provenus des fragments. J'ai pu fixer et colorer quelques-uns de ces embryons et constater, dans les uns comme dans les

autres, l'existence de noyaux, et ces noyaux n'étaient pas, en moyenne, plus petits dans les cellules du fragment non nucléé que dans celles de l'autre fragment (1). »

Parmi les conclusions formulées par Delage, nous retiendrons celles qui sont d'accord avec la théorie de l'autophagie sexuelle, telle que nous l'avons exposée dans notre mémoire du 26 mars 1898 (2).

1° « Il faut rejeter toute théorie expliquant la fécondation par la saturation d'une polarité nucléaire femelle par une polarité nucléaire mâle, de même que toute théorie envisageant les globules polaires comme destinés à débarrasser l'œuf, hermaphrodite avant sa maturation, de parties représentant en lui une substance mâle faisant obstacle à la manifestation de ses propriétés.

2° « Il faut rejeter toute théorie considérant la fécondation comme l'apport par le mâle du nombre de chromosomes ou de la quantité de chromatine soustraits par les globules polaires. En se privant d'une moitié en poids de sa chromatine et d'une moitié en nombre de ses chromosomes, l'œuf ne devient pas, *ipso facto*, incapable de développement ultérieur, puisqu'un cytoplasme ovulaire, pourvu d'un nombre de chromosomes et d'une masse de chromatine, précisément égaux à ce qu'il possédait avant la fécondation, mais d'origine paternelle, est capable de se segmenter et de former un embryon.

3° « L'attraction sexuelle n'a pas son siège dans le noyau (3). »

Mais nous ne pouvons accepter certaines autres conclusions qui tendraient à donner à l'expérience en question une signification qu'elle n'a pas selon nous.

Ainsi Delage admet qu'il ya « eu fécondation et déve-

(1) Y. Delage : *Loc. cit.*, p. 528.

(2) P.-A. Dangeard : *L'influence du mode de nutrition dans l'évolution de la plante*, *loc. cit.*

(3) Y. Delage : *Loc. cit.*

*loppement d'un fragment d'œuf sans noyau et sans oocentre.*

« Il faut rejeter, dit-il, comme trop stricte, la définition ordinaire de la fécondation : union du pronucléus mâle avec le pronucléus femelle. Cette union est certainement vraie, mais elle ne constitue pas le phénomène essentiel. »

Si le mélange des cytoplasmes, mâle et femelle, n'a d'autre résultat que de provoquer la division de l'un des gamètes, on ne saurait y voir un caractère propre de la fécondation, puisque le même résultat peut être obtenu par d'autres moyens : autrement, on devrait dire que, dans le phénomène désigné sous le nom de parthénogénèse, la fécondation existe et qu'elle a pour agent l'aliment ou une énergie quelconque.

La discussion ne peut donc porter que sur le rôle du cytoplasme dans l'union des gamètes : si le cytoplasme n'intervient qu'à titre d'aliment, l'apport d'énergie au gamète par cet intermédiaire n'a pas, selon nous, de signification sexuelle : *ils'agit simplement d'une autophagie ayant les caractères de la parthénogénèse.*

• Tout ce qu'il est possible d'affirmer actuellement, c'est que dans l'autophagie sexuelle, le caractère le *plus important est la fusion des noyaux.*

Hertwig et Strasburger ont été amenés, par l'étude des phénomènes de la fécondation, à émettre cette hypothèse que les noyaux sont les porteurs des caractères héréditaires (1).

Quatre principes, dit Hertwig, plaident en faveur de l'hypothèse d'après laquelle le noyau est le porteur des tendances héréditaires.

1. La substance héréditaire mâle et la substance héréditaire femelle sont équivalentes ;

2° La substance héréditaire, en se multipliant, se répar-

(1) Hertwig : *La cellule*, p. 324.

est uniformément sur toutes les cellules dérivant de l'œuf fécondé ;

3° La substance héréditaire est empêchée d'augmenter d'une génération à l'autre ;

4° Le protoplasme est isotrope.

Weismann a fait de cette idée la base de sa théorie des déterminants : les Idantes sont les chromosomes et les Ides sont représentés par les nucléomicrosomes.

Boveri, de son côté, croit avoir donné, dans une expérience déjà citée, la preuve de cette propriété des noyaux de contenir la substance héréditaire.

Par la méthode du secouage, il obtient dans le *Sphærechinus granularis*, au milieu d'œufs ordinaires, des fragments contenant des noyaux et d'autres fragments anucléés ; il féconde le tout par des spermatozoïdes d'*Echinus mikrotuberculatus*. Boveri obtient ainsi trois sortes de larves ; les unes ressemblent à celles que l'on obtient dans la fécondation croisée normale ; les autres sont des formes bâtardes intermédiaires qui proviennent de la fécondation des fragments d'œufs nucléés. Quant aux dernières, elles possèdent les caractères des larves d'*Echinus* ; elles n'ont aucun trait de ressemblance maternelle. Boveri interprète ce résultat en admettant que ces larves sont dues au développement des fragments d'œufs anucléés : la disparition du noyau maternel a entraîné l'absence des caractères héréditaires venant du gamète femelle.

Cette conclusion qui semble assez décisive, surtout depuis la nouvelle expérience de Delage, a été cependant combattue.

Ainsi Verworn, par exemple, se refuse à voir dans le noyau le seul représentant des propriétés héréditaires : cette propriété, d'après lui, serait partagée par le cytoplasme (1).

(1) Verworn : *Allgemeine Physiologie*, Iéna, 1897, p. 519-528.

Malgré nos préférences pour l'opinion d'Hertwig, de Strasburger et de Boveri, nous devons reconnaître que la question n'est pas définitivement tranchée ; mais nous croyons avoir personnellement mis hors de doute le rôle prépondérant de la fusion des noyaux dans l'autophagie sexuelle : ce rôle se manifeste de la manière la plus évidente dans tous les cas où un retard s'est produit dans la réduction chromatique (1).

Les plantes ont deux générations alternantes : dans les gamétophytes, le noyau ne possède que  $n$  chromosomes ; dans les sporophytes, il en contient le double, c'est-à-dire  $n$  chromosomes ♂ plus  $n$  chromosomes ♀. Or, tandis que les gamétophytes se modifiaient peu dans le cours de l'évolution et continuaient à rappeler le stade ancestral, les sporophytes acquéraient très rapidement une différenciation morphologique et anatomique très avancée.

D'autre part, c'est également sous la forme de cellules à noyau double que les gamétozoaires sont arrivés à ce degré de perfectionnement que nous admirons dans les animaux supérieurs et l'homme.

L'union des cytoplasmes n'a eu, dans cette envolée magnifique de la cellule, qu'un rôle bien effacé, sinon nul : lorsque l'autophagie non sexuelle existe, elle ne donne naissance qu'à des plasmodes d'organismes primitifs et rudimentaires ! Aucun être un peu différencié n'a évolué en l'absence d'une fusion de noyaux ; il a même fallu un retard dans la réduction chromatique pour que cette dernière devint réellement efficace.

En résumé, l'autophagie sexuelle exige non seulement l'union des gamètes, mais aussi une fusion des noyaux ; la réunion des deux éléments nucléaires en un seul est une condition essentielle de la sexualité ; si l'un des noyaux manque, l'autophagie ne diffère pas sensiblement de la parthénogénèse.

(1) P.-A. Dangeard : *Loc. cit.*

On ne sera pas surpris, après ce qui précède, de voir que nous refusons d'admettre, dans la définition de la sexualité, l'existence d'un protoplasma spécial mâle, chargé de la fécondation : nous rejetons à la fois la définition de Fol et celle de Boveri.

La fécondation consiste, dit Fol, non seulement dans l'addition des deux demi-noyaux provenant d'individus et de sexes différents, mais encore dans la fusion, deux à deux, de quatre demi-centres provenant les uns du père, les autres de la mère, en deux astrocentres combinés (1).

Cette formule si séduisante a été d'abord assez généralement adoptée; elle a beaucoup perdu de la vogue dont elle jouissait auprès des naturalistes, depuis le moment où Boveri a montré que le gamète femelle est dépourvu de centrosome dans l'*Ascaris megalocephala* (2) ; il semble prouvé maintenant que les centrosomes de l'embryon proviennent, assez souvent tout au moins, des divisions du centrosome mâle apporté par le spermatozoïde (3).

La théorie de Fol et celle de Boveri font allusion à des phénomènes qui peuvent être exacts, mais qui n'ont pas, au point de vue de la sexualité, la signification générale qu'on leur attribue.

L'énergie communiquée aux gamètes, soit dans la parthénogénèse, soit dans l'autophagie sexuelle, a comme résultat plus ou moins éloigné de permettre à la cellule de former son clasileucite de division.

Or, nous avons précédemment signalé les analogies qui existent entre les clasileucites et les chloroleucites : ces

(1) Fol : *Le quadrille des centres* (Archiv. des sp. phys. et nat. de Genève, XXV, avril 1894).

(2) Boveri : *Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigel* (Arch. phys. med. Gesell. zu Würzburg, Bd. XXIX, 1895).

(3) H.-B. Wilson et Mathews : *Maturation, Fertilisation and Polarity in the Echinoderm Egg* (Jour. of morph., Bd. X, 1895). — A.-D. Mead : *Some observation on Maturation and Fecundation in Chaetopterus vermicularis* (Jour. of morph., Bd. X, 1895).



derniers sont quelquefois dépourvus de pyrénoides; lorsqu'ils en possèdent, ces pyrénoides sont transitoires ou permanents; ils se multiplient par division ou apparaissent par nouvelle formation; de même, les clasileucites peuvent manquer totalement de centrosomes, et lorsqu'ils en ont, ces centrosomes sont transitoires ou permanents; ils se multiplient par division ou apparaissent par nouvelle formation.

Les ressemblances ne s'arrêtent pas là; elles se retrouvent jusque dans la formation de l'œuf. N'avons-nous pas constaté, chez le *Chlorogonium euchlorum*, une fusion fréquente des deux pyrénoides? Mais cette fusion n'est pas nécessaire, puisque les deux pyrénoides restent assez souvent distincts; de plus, le pyrénuide unique ou les deux pyrénoides, pendant la maturation de l'œuf, restent visibles ou disparaissent.

Il est prouvé que les centrosomes se comportent, ainsi que les pyrénoides, d'une manière variable: il est démontré qu'ils peuvent manquer complètement; on ne saurait donc les faire entrer dans une définition quelconque de la sexualité.

Les centrosomes, lorsqu'ils existent, servent à la différenciation du clasileucite; c'est le rôle qu'ils remplissent dans toutes les cellules; mais, s'ils sont absents, le clasileucite ne s'en forme pas moins: il suffit, pour cela, que le protoplasma général de la cellule possède une énergie suffisante; nous avons insisté à plusieurs reprises sur le fait que cette énergie pouvait provenir de sources très différentes, et qu'ainsi, elle ne pouvait servir à caractériser la fécondation.

La note d'Yves Delage marque un état d'indécision et d'attente: c'est dans ces conditions que se présente notre théorie de la sexualité.

Au lieu de chercher, comme nos devanciers, les caractères de la sexualité chez des organismes supérieurs,

nous avons essayé de remonter à l'origine du processus asexuel et d'en rechercher les causes ; cela fait, nous avons eu l'explication de la parthénogénèse : nous avons vu pourquoi elle s'obtenait si facilement chez les organismes inférieurs, et comment, par la suite, elle était devenue si rare à cause du retard qui s'est produit dans la réduction chromatique. Le même retard avait une influence considérable dans l'autophagie sexuelle, puisque c'est grâce à lui que se différenciaient graduellement plantes et animaux. De telle sorte que les organismes supérieurs ont atteint leur perfection, grâce au noyau double de leur cellule, dû à la sexualité ; mais en même temps, cette nouvelle organisation rendait la parthénogénèse rare ou impossible. L'importance de la fusion des noyaux dans la sexualité devenait indiscutable ; par contre, l'énergie communiquée au gamète femelle par le gamète mâle, perdait de sa valeur comme caractère sexuel proprement dit ; il importait de ne plus faire entrer, dans la définition de la reproduction sexuelle, la manière d'être des centrosomes.

La découverte que nous avons faite de la reproduction sexuelle chez les Champignons supérieurs (1) ne peut que bénéficier des nouveaux aperçus contenus dans ce travail.

L'exactitude même de nos observations ne saurait plus être contestée, car les vérifications sont venues de divers côtés à la fois, et portent sur des groupes différents (2-7).

Il est donc bien établi que dans la spore des Ustilaginées, dans la téléutospore des Urédinées, dans la probaside et la baside des Basidiomycètes, dans l'asque des

(1) Consulter les divers Mémoires que nous avons publiés dans le *Botaniste*, Séries III-V ; on trouvera également dans ce recueil les travaux de Sappin-Trouffy sur les Urédinées.

(2) Raciborski : *Ueber den einfluss ausserer Bedingungen auf die Wachstumsweise des Basidiobolus ranarum*. (Flora oder allg. Bot. Zeitung 1896, Bd. 82).

Ascomycètes, il existe une *fusion de deux noyaux*, à la suite de laquelle il se produit de nouveaux embryons.

Quelques auteurs n'ont voulu voir là qu'un *phénomène purement végétatif*; après les développements que nous venons de donner sur l'autophagie sexuelle, ils ne sauraient, pensons-nous, hésiter plus longtemps à modifier leur manière de voir à ce sujet.

En effet, nous avons vu que la reproduction sexuelle consistait dans l'*union de deux gamètes avec fusion des noyaux et réduction chromatique*; les deux gamètes sont affamés, et bien qu'ils représentent chacun une cellule complète, ils ne peuvent continuer leur développement qu'à la suite d'un *apport d'énergie*; cette énergie provient de *facteurs externes* dans la *parthénogénèse*, de l'*autophagie* dans la sexualité.

La reproduction sexuelle des Champignons supérieurs possède indubitablement tous les caractères de l'autophagie sexuelle.

Dans ces êtres, le thalle est constitué par des articles plurinucléés; or, il est établi que tout article contient en *égalité* autant d'individualités qu'il possède de noyaux; c'est la conséquence à laquelle on arrive nécessairement par une étude attentive des plasmodes et par un examen d'ensemble de la reproduction asexuelle et sexuelle des Thallophytes. *Sporanges et gamétanges sont des articles*

(3) Harper : *Ueber das Verhalten der Kerne bei der Frucht einiger Ascomyceten* (Jahr. f. wiss. Botanik, Bd. XXIX).

(4) A. Perrot : *Kernfrage und Sexualität bei Basidiomyceten*, mars 1897, Stuttgart.

(5) H.-O. Juel : *Die Kerntheilungen in den Basidien und die Phylogenie der Basidiomyceten* (Jahr. f. wis. Botanik, Bd. XXXII). — *Muciporus und die Familie der Tulasnellaceen* (Bihang till K. Svenska Vet. Acad. Handlingar, Bd. 23, 1897).

(6) G. Dittrich : *Zur Entwicklungsg. der Helvellineen* (Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. VIII, 1898, p. 17).

(7) Janssens et Leblanc : *Recherches cytologiques sur la cellule de Levure* (La Cellule, t. XIV, 1898).

dans lesquels il se forme autant de spores que de noyaux ; la séparation effective des cytoplasmes ne fait que rendre apparentes les individualités qui existent dans tous les articles du thalle.

Les articles plurinucléés contiennent donc autant de cellules qu'il y a de noyaux, et comme le terme de cellule est devenu assez vague, Sachs a proposé de le remplacer, dans ce cas particulier, par celui d'Energide (1); mais il s'agit toujours de l'organisme élémentaire ou cellule proprement dite.

Les articles à deux noyaux comme les spores des Urédinées, les basides et les âsques des Champignons supérieurs, sont donc en réalité des articles renfermant deux organismes élémentaires, deux cellules; or, ces cellules, telles qu'elles sont, ne peuvent continuer à se diviser; elles manquent d'énergie; elles sont affamées; ce sont donc des gamètes et l'organe qui les renferme est un gamétange.

Si l'apport d'énergie à ces gamètes provenait de facteurs externes, nous aurions la parthénogénèse; on l'obtiendra probablement très facilement lorsqu'on voudra; la végétation se continuera comme pour les gamètes de *Chlamydomonas*, sans fusion des noyaux.

Mais dès l'instant où les deux gamètes s'unissent, avec fusion des noyaux, en une seule cellule, devenue ainsi capable d'un nouveau développement, il y a incontestablement reproduction sexuelle.

Il est absolument inutile, pour caractériser la sexualité, que les gamètes appartiennent à des sporanges différents: chez le *Chlamydomonas Pertjé Gorosch*, les gamètes d'un même sporange effectuent entre eux la copulation (2); on pourrait multiplier les exemples (*Ulothrix*, *Cladophora*, etc.).

(1) J. Sachs : *Physiol. Notizen* II (Flora, 1892, p. 57).

(2) Goroschankin : *Beitrag zur Kenntniss des Morph. und Syst. der Chlamydomonaden* II, Moskau, 1891, p. 43.

Dans la reproduction sexuelle, la fusion des noyaux est suivie d'une réduction chromatique, soit à la germination de l'œuf, soit beaucoup plus tard.

Cette réduction existe chez les Champignons avec ses caractères ordinaires, ainsi que l'a montré notre ancien élève Sappin-Trouffy (1); elle se produit à la germination de l'œuf, comme chez les *Chlamydomonas*.

Jusqu'ici, on a invoqué comme unique raison de l'infériorité manifeste du groupe des Champignons, l'absence de chlorophylle et le parasitisme qui en est la conséquence; nous pouvons maintenant en donner une autre cause, peut-être plus importante : le développement des Champignons se fait probablement tout entier avec un noyau avec  $n$  chromosomes : or, nous avons vu que, chez les végétaux et les animaux, l'organisme ne s'est réellement perfectionné qu'avec un noyau double à  $2n$  chromosomes.

Telle est, dans son ensemble, cette théorie nouvelle de la sexualité; elle a été édifiée laborieusement et ne vient qu'après de nombreux travaux d'observation qui en ont préparé la mise au point; elle s'est montrée fertile en conséquences et en applications; elle s'adapte sans difficulté à tous les cas connus de reproduction; elle est d'accord avec notre essai précédent sur la structure des éléments de la cellule; elle relève de l'évolution, comme toutes les fonctions et tous les organismes.

---

(1) Sappin-Trouffy : *Recherches histologiques sur les Urédinées* (Le Botaniste, 8<sup>e</sup> série, décembre 1896).

# TABLE DES MATIERES

I. — P.-A. DANGEARD. — L'influence du mode de nutrition dans l'évolution de la plante.	
Introduction. . . . .	1
A) La série incolore : l'évolution des champignons. . . . .	4
B) La série des <i>Chlorophytes</i> . . . . .	16
I) L'évolution des Algues. . . . .	17
II) L'évolution des Cormophytes. . . . .	27
L'autophagie sexuelle. . . . .	52-63
II. — P.-A. DANGEARD. — Mémoire sur les <i>Chlamydomonadinées</i> ou l'histoire d'une cellule.	
Introduction. . . . .	65
Historique. . . . .	68
Méthodes d'observation. . . . .	75

## PREMIÈRE PARTIE.

Genre <i>Eurogonium</i> . . . . .	79
Genre <i>Cercidium</i> . . . . .	110
Genre <i>Lobomonas</i> . . . . .	115
Genre <i>Phacotus</i> . . . . .	118
Genre <i>Chlamydomonas</i> . . . . .	123
Genre <i>Carteria</i> . . . . .	148

## DEUXIÈME PARTIE.

### CHAPITRE I. — ÉLÉMENTS DE LA CELLULE.

1° Le cytoplasme. . . . .	157
A) Disposition du cytoplasme. . . . .	158
B) Structure du cytoplasme. . . . .	161
C) Les flagellums. . . . .	174
2° Le Chromatophore. . . . .	180
A) Disposition et forme du chlorolaucite. . . . .	181
B) Structure du chlorolaucite. . . . .	182
C) Le pyrèneide. . . . .	190

3° Le noyau. . . . .	194
A) Disposition du noyau. . . . .	196
B) Structure du noyau. . . . .	196
Résumé. . . . .	202
CHAPITRE II. — LA DIVISION DU NOYAU. . . . .	206
A) La prophase. . . . .	217
a) Différenciation des chromosomes. . . . .	217
b) Formation du fuseau. . . . .	222
c) Groupement des chromosomes en plaque équatoriale. . . . .	228
B) L'anaphase. . . . .	230
a) Séparation des chromosomes. . . . .	231
b) Disparition du fuseau. . . . .	234
c) Reconstitution des noyaux-filles. . . . .	236
ESSAI SUR LA KARYOKINÈSE. . . . .	236
A) Nature des clasileucites. . . . .	237
B) Division et séparation des chromosomes. . . . .	239
C) Disparition du clasileucite. . . . .	241
D) Formation du clasileucite. . . . .	242
E) L'évolution du clasileucite. . . . .	242
CHAPITRE III. — LA REPRODUCTION DE LA CELLULE	
1° La reproduction asexuelle. . . . .	246
2° La reproduction sexuelle. . . . .	249
A) Caractères des gamétoporanges. . . . .	250
B) Mode d'union des gamètes. . . . .	251
C) La fusion des noyaux. . . . .	254
D) Le développement de l'œuf. . . . .	257
THÉORIE DE LA SEXUALITÉ. . . . .	268
A) Préliminaires. . . . .	268
B) Parthénogénèse. . . . .	268
a) La réduction chromatique a eu lieu à la germination de l'œuf. . . . .	267
b) La réduction chromatique a subi un retard plus ou moins considérable. . . . .	272
C) Autophagie sexuelle. . . . .	275-290







I. A. R. 75.

IMPERIAL AGRICULTURAL RESEARCH  
INSTITUTE LIBRARY  
NEW DELHI.

[illegible]